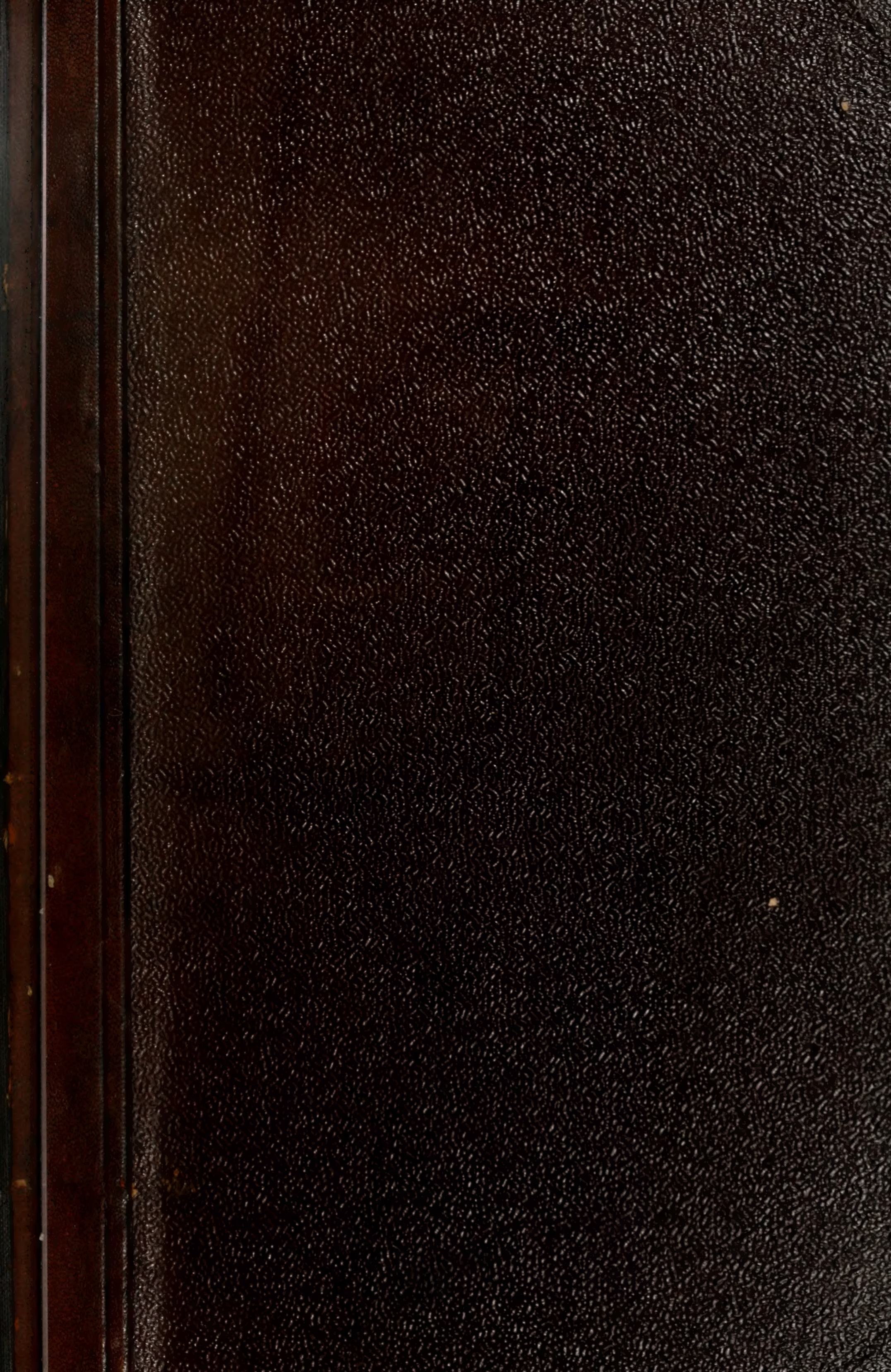
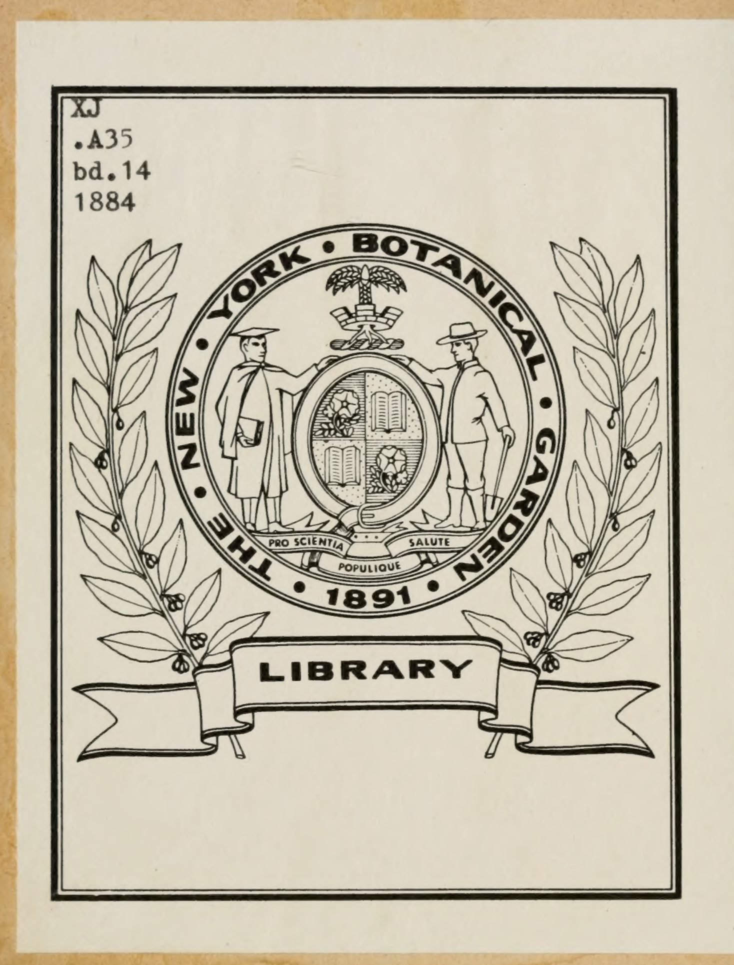
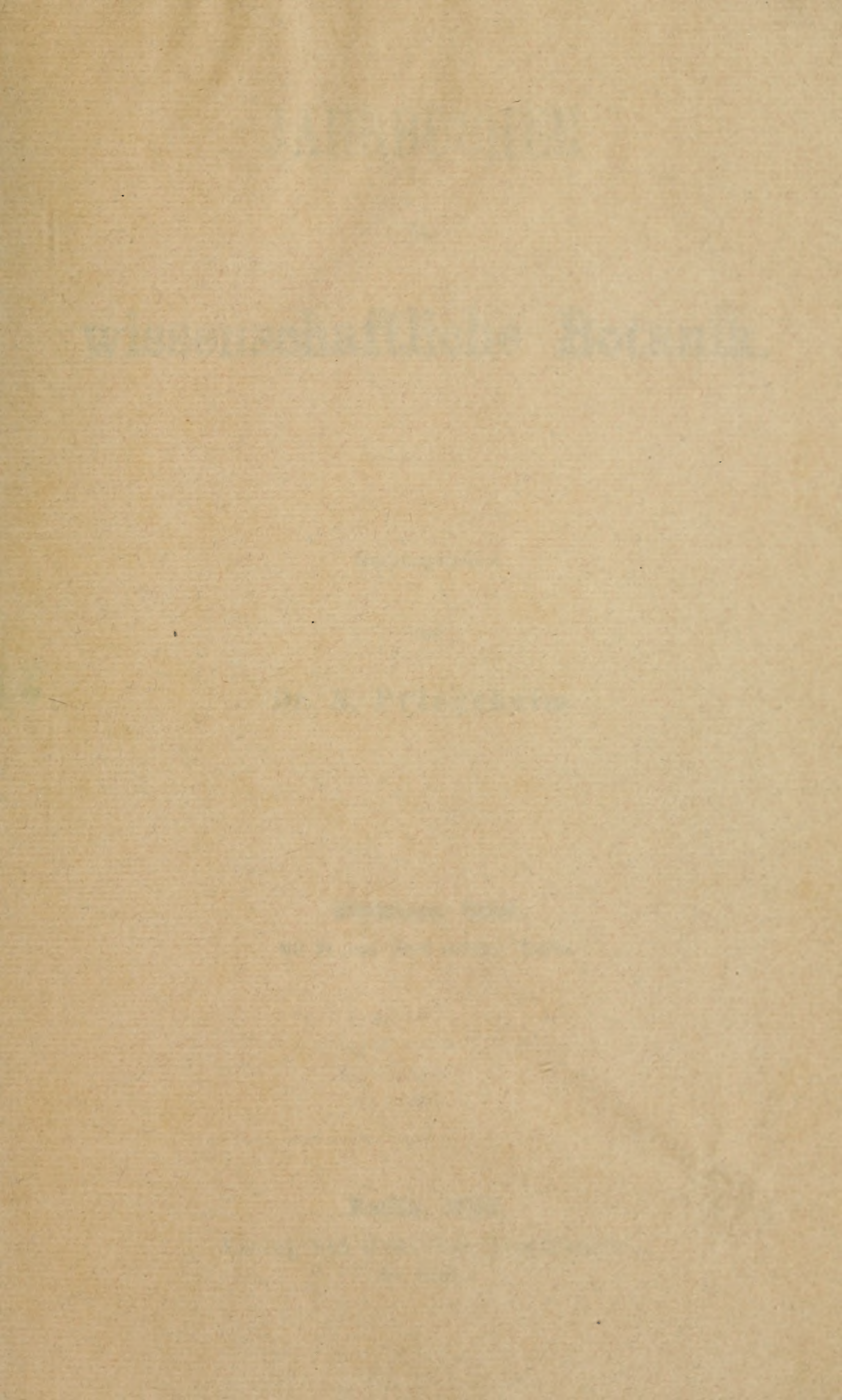



THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
1891
LIBRARY





JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Vierzehnter Band.

Mit 24 zum Theil farbigen Tafeln.

Berlin, 1884.

Verlag von Gebrüder Borntraeger.
Ed. Eggers.

Inhalt.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.



Verzeichniss der Tafeln.



Berichtigung

zu dem Aufsatze: „Die Zellhaut und das Gesetz der Zelltheilungsfolge von Melosira arenaria Moore“.

Tafel XIV, Figur 2 ist fehlerhaft wiedergegeben worden. An der rechten oberen Ecke der zweiten Schale wird durch die Bruchkante des Gürtelbandes *e* ein dreieckiger Raum abgegrenzt, welcher durch Absprengung von der bedeckenden Gürtelbandmembran befreit wurde und über dem daher die senkrechten Längsfurchen (s. pag. 252) des Gürtelbandes fehlen müssen. Die Darstellung derselben an dieser Stelle der Figur ist unrichtig und bei der Correctur der Tafel übersehen worden.

Otto Müller.



Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Inflorescenzen.

Von

K. Goebel.

Mit Tafel I—IV.

Zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Grasinflorescenz.

Die folgende Untersuchung ging aus von der Beschäftigung mit den Symmetrieverhältnissen der Grasinflorescenz. Verhältnisse, die mir bei der Frage nach dem Vorkommen dorsiventral-verzweigter Pflanzenorgane von Interesse schienen[1]). Daran schloss sich die Untersuchung einiger anderer, vielfach unrichtig aufgefasster Formverhältnisse dieser Inflorescenzen an, eine Untersuchung, die natürlich ein grösseres Interesse bieten würde, wenn sie auf zahlreichere Formen sich hätte ausdehnen können. Da mir hierzu in Ermangelung eines botanischen Gartens und anderer Hilfsmittel die Gelegenheit fehlt, so erlaube ich mir, wenigstens die nachstehenden, grösstentheils in früheren Jahren gewonnenen Ergebnisse zu veröffentlichen.

I. Symmetrieverhältnisse.

Kaum in einer anderen natürlichen Familie dürfte die äussere Gestaltung der Inflorescenzen eine so ungemein mannigfaltige sein, als bei den Gramineen. Es genügt, an die Kolben von Zea, an die

---

1) Vgl. Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, Arb. des bot. Inst. zu Würzburg, II. Bd., speciell p. 427.

Rispen von Poa, die walzenförmigen Inflorescenzen von Alopecurus und Phleum, die Formen von Nardus, Coleanthus u. a. zu erinnern. Es fragte sich, ob und wie weit diese anscheinend so verschiedenen Verzweigungsformen sich zurückführen lassen auf einen gemeinsamen Typus oder deren mehrere, und welches eventuell die Vorgänge sind, durch welche die äusseren Formverschiedenheiten veranlasst werden. Es zeigte sich, dass die grosse Mannigfaltigkeit der Formen doch nur Modifikationen zweier Typen, des dorsiventralen und des radiären, darstellt. Der weitaus verbreitetste ist der dorsiventrale, auch radiäre Inflorescenzen pflegen wenigstens dorsiventrale Seitensprosse zu besitzen. Es ist indess nach dem fertigen Zustand keineswegs immer ganz leicht, zu entscheiden, welchem dieser Typen eine Inflorescenz angehört. Nehmen wir als Ausgangspunkt z. B. die ziemlich eingehenden Angaben in Doell's Flora von Baden, so werden dort (pag. 134) zwei Unterabtheilungen der Festucaceen darnach getrennt, ob der Blüthenstand „einseitig“ ist oder nicht, und es fallen in die eine Abtheilung z. B. die Poae minores, in die andere die Poae majores. In der That aber stimmen beide Abtheilungen darin überein, dass sie in ihren Jugendstadien einseitig-dorsiventral sind. Diese Dorsiventralität wird bei der einen Abtheilung durch spätere Entwickelungsvorgänge verdeckt, bei der anderen gesteigert.

Ein noch auffallenderes Beispiel bilden die Fuchsschwanzgräser, von denen pag. 220 a. a. O. gesagt wird: Blüthenstand ährenförmig rispig oder ährenförmig mit spiralig stehender (— Alopecurus, Phleum —) oder abwechselnd zweizeiliger Verzweigung (Chamagrostis). Die Entwickelungsgeschichte dagegen zeigt, dass die Symmetrieverhältnisse keineswegs innerhalb dieser Abtheilung wechseln, sondern dass die Gattungen Phleum und Alopecurus trotz ihrer walzenförmigen Blüthenstände ganz dieselbe zweizeilig-dorsiventrale Verzweigung besitzen, wie Chamagostris.

Schon Wigand[1]) hat darauf hingewiesen, dass die Stellung der Zweige an der Grasinflorescenz damit zusammenhänge, dass die zweizeilig gestellten Grasblätter (nach der Terminologie der Spiral-

1) Botanische Untersuchungen, Braunschweig 1854, IV, Beiträge zur Morphologie der Grasblüthe aus der Entwickelungsgeschichte, pag. 89; vgl. ausserdem: Schmalhausen, Ueber die Grasinflorescenz (russisch, mit 1 Tafel).

theorie)[1]) eine „Hebungs-“ und eine „Senkungs“-Seite unterscheiden lassen, und dass die Hebungsseite bei je zwei aufeinanderfolgenden Blättern wechselt, wodurch die Hebungsseiten sämmtlicher Blätter nach einer und derselben Seite der Axe hinfallen, mit anderen Worten: der Stengel eines Grases lässt zwei Seiten erkennen, eine solche, auf welcher die Blattinsertionen einander genähert sind — sie mag als Bauchseite bezeichnet werden — und eine solche, auf welcher sie entfernter stehen, die Rückenseite.

Dieser Unterschied von Bauch- und Rückenseite prägt sich auch in der Stellung der Seitenachsen auf das Deutlichste aus, indem die Achsen erster Ordnung mehr oder weniger auf der Bauchseite der Hauptachse zusammengerückt erscheinen, während die Rückenseite in extremen Fällen ganz entblösst von seitlichen Sprossungen erscheint.

Der Anlage nach verhalten sich so alle nicht radiären Grasinflorescenzen, allein nicht bei allen bleibt diese Anordnung dauernd erhalten. Unter den einheimischen Gräsern ist das letztere der Fall z. B. bei Nardus stricta. Die Inflorescenzachse ist hier auf dem Rücken gewölbt, während die Bauchseite flach ist. Hier sitzen die Blüthen in Ausschnitten der Inflorescenzachse in zwei einander dicht berührenden Reihen, so dass die Rückenseite völlig blüthenleer erscheint. Mit geringen Modifikationen ist diese dorsiventrale Anordnung auch im fertigen Zustand erkennbar, den Doell (a. a. O. p. 131) treffend charakterisirt, wenn er sagt: „Spindel dreiseitig, eine Seite nicht mit Aehrchen besetzt.“

Ganz ähnlich wie Nardus verhält sich auch Lepturus pannonicus und in sehr auffallendem Grade die Paspalum-Arten, z. B. Paspalum stoloniferum, wo, wie Fig. 15 zeigt, die Inflorescenzäste (die zu Aehrchen werden) völlig auf die Bauchseite der Inflorescenzachse gerückt erscheinen und nahe der Mitte derselben entspringen, während auf der Rückenansicht eines solchen Inflorescenzastes von Seitenzweigen überhaupt nichts wahrzunehmen ist, ein Verhältniss, das sehr an das von Urtica dioïca früher beschriebene erinnert.

Auch bei Formen, die nicht wie Nardus etc. sitzende Aehrchen, sondern eine rispenförmige Inflorescenz besitzen, tritt im fertigen

1) A. Braun, in Nova Act. Ak. Leop. Carol. XVI p. 385 (Citat nach Wigand).

Zustand die Dorsiventralität oft deutlich hervor. So z. B. bei Glyceria spectabilis. Die Inflorescenzspindel ist hier ziemlich breit und besitzt, wie bei Nardus, eine gewölbte Rücken- und eine mehr oder weniger zweischneidige Bauchseite. Die abwechselnd zweizeilig an derselben entstehenden Aeste sind hier einander auf der Bauchseite nicht so genähert, wie bei Nardus, es ist aber deutlich erkennbar, dass hier ein schmäleres Stück Inflorescenzachse zwischen je zwei auf einander folgenden Aesten liegt, als auf der Rückenseite. Die Inflorescenzäste erster Ordnung verzweigen sich weiter in einer Ebene, die sich mit der der Hauptachse kreuzt. Auch sie besitzen eine Rücken- und eine Bauchseite, sie nehmen aber zugleich auch an der Gesammtsymmetrie der ganzen Inflorescenz theil, wie sich dies darin ausspricht, dass die gegen die Bauchseite der letzteren hingerichteten Seitenachsen dritter Ordnung früher auftreten, als die entsprechenden Achsen auf der entgegengesetzten Seite. Diese zeitliche Reihenfolge hat zugleich insofern Einfluss auf den Habitus, als die nach der Rückenseite der Gesammtinflorescenz gerichteten Aeste dadurch zugleich weiter von der Hauptachse abstehen, als die gegen die Bauchseite hingerichteten, und so die Rückenseite leerer an Sprossungen erscheinen lassen, als die entgegengesetzte.

Die gegen die Spitze der Inflorescenzachse hin stehenden Achsen erster Ordnung verzweigen sich nicht mehr, sondern werden direkt zu Aehrchen, wie der Gipfel der Inflorescenz selbst. Die etwas weiter nach unten stehenden bringen häufig noch einen Seitenzweig hervor, und dieser steht dann auf der Bauchseite der Inflorescenz, eine Thatsache, welche bei manchen anderen Grasinflorescenzen in der ganzen Inflorescenz wiederkehrt. So z. B. bei Stenotaphrum glabrum. Die Aeste der Inflorescenz stehen hier auf die Bauchseite und produciren je einen zum Aehrchen werdenden Seitenast, wie die oberen Inflorescenzäste von Glyceria. Dasselbe Verhältniss zeigen die unten zu berührenden Aeste der männlichen Inflorescenz von Zea Mais.

Verschiedene Verhältnisse tragen bei manchen Inflorescenzen dazu bei, die Einseitigkeit im fertigen Zustand zu verstärken. Als Beispiele mögen dienen Poa annua und Dactylis glomerata.

Bei Poa annua stehen die Inflorescenzäste derart, dass sie, wie namentlich bei kräftigen Inflorescenzachsen hervortritt, gegen die

Bauchseite der Inflorescenz etwas convergiren (vgl. das Schema Fig. 65), wodurch schon an und für sich die Rückenseite leerer erscheint. Der erste Seitenast zweiter Ordnung steht auch hier auf der Bauchseite, er ist derjenige, der am längsten gestielt ist, und da das unterste Internodium der Seitenachse erster Ordnung gewöhnlich sehr verkürzt bleibt, so ist ohne Weiteres klar, dass auf diese Weise die Inflorescenz einseitig werden muss.

Dieselben Faktoren, wie bei Poa annua, bedingen auch die so auffallende Dorsiventralität der Inflorescenz von Dactylis glomerata, nur spielt hier die verschiedene Länge der unteren Internodien der Seitenzweige keine so grosse Rolle, da dieselben, wenigstens im oberen „knäueligen“ Theile der Inflorescenz gewöhnlich verkürzt bleiben. Die Hauptursache der Einseitigkeit ist hier die schiefe Stellung der Verzweigungsebenen der Seitenachsen zu der der Hauptachse der Inflorescenz: die beiden Verzweigungsebenen schneiden sich nicht unter einem rechten, sondern unter einem (auf der Bauchseite) spitzen Winkel; die Seitenachsen erster Ordnung sind auch hier auf der Bauchseite der Inflorescenzachse einander genähert. Bei diesen weiteren Verzweigungen treten dieselben Verhältnisse ein, wie bei der Hauptachse, und da diese sämmtlichen Verzweigungssysteme ihre Rückenseiten der Inflorescenzachse zukehren, und die Internodien derselben sich nicht verlängern, so resultirt daraus der eigenthümliche Habitus der Dactylis-Inflorescenz, der, wie erwähnt, dadurch hauptsächlich zu Stande kommt, dass die zweizeilig dorsiventral gestellten und zweizeilig dorsiventral verzweigten Inflorescenzäste sich in Ebenen verzweigen, die sich (verlängert gedacht) auf der Bauchseite der Inflorescenz schneiden[1]). Wie Hofmeister[2]) die Einseitigkeit der Dactylis-Inflorescenz in Verbindung mit der Schwerkraft setzen konnte, ist mir völlig unerfindlich. Denn zur Zeit der Anlegung der verschiedenen Sprosssysteme sind die Seitenachsen der Inflorsecenz dicht angepresst, die letztere selbst aber steht aufrecht und besitzt also keine dem Erdboden zugewendete Seite, von einem Einfluss der Schwerkraft auf die Symmetrieverhätlnisse

1) Vgl. auch Doell a. a. O. p. 149.

2) Allgemeine Morphologie p. 604. Auch die „excessive Verbreiterung der einen, dem Zenith zugewendeten Längshälfte der Inflorescenzachsen vorletzter und vorvorletzter Ordnung“ hat mit der Schwerkraft nichts zu thun.

kann hier also gar keine Rede sein, so wenig, als bei einem anderen der mlr bekannten Gräser. Erst viel später, zur Blüthezeit treten Lagenveränderungen der unteren gestielten Inflorescenzäste ein, bei welchen dann die Bauchseite der Inflorescenzäste nach unten gekehrt erscheint. Es geschieht dies, wie bei vielen anderen Gräsern, dadurch, dass durch das Anschwellen der kleinen Gewebepolster am Grunde der Inflorescenzäste die letzteren von der Hauptachse abspreizen, wobei nach dem oben Gesagten ihre der Inflorescenzachse abgekehrte Seite, d. h. die Bauchseite nach unten gekehrt werden muss. Es geschieht aber auch dies, wie erwähnt, nicht durch die ungleichmässige Belastung der Inflorescenzäste, sondern dadurch, dass sie durch das Gewebepolster an ihrer Basis von der Inflorescenzachse weggedrängt werden (vgl. unten). Eine ähnliche schiefe Stellung der Verzweigungsebenen der Inflorescenzäste findet sich auch bei anderen Gräsern, z. B. Festuca-Arten.

Die Inflorescenzen anderer Gräser sind dagegen bekanntlich im fertigen Zustand nicht „einseitig“, z. B. die von Bromus, Hordeum, der „Poae majores“ u. a. Der Anlage nach tritt aber auch hier bei allen von mir untersuchten Formen die Dorsiventralität deutlich hervor. Sie wird aber verdeckt durch verschiedene Umstände. An einer dünnen Inflorescenzspindel tritt die Annäherung ihrer Aeste auf der Bauchseite weniger hervor, ausserdem zeigen die Sprossungen auf der Bauch- und Rückenseite der Gesammtinflorescenz in diesen Fällen keine solche Differenz in der Förderung, wie z. B. bei Poa annua. Am meisten verdeckt ist die Dorsiventralität bei den walzenförmigen Inflorescenzen von Phleum, Alopecurus u. a., die dann, wie erwähnt, vielfach auch als radiäre angesehen worden sind. Dass dies nicht der Fall ist, geht aus der Entwickelungsgeschichte hervor. Diese zeigt z. B. bei Alopecurus ruthenicus (Fig. 1), dass die Inflorescenzäste nicht „spiralig“, sondern dorsiventral zweizeilig gestellt sind, wobei die Differenz zwischen Bauch- und Rückenseite der Inflorescenzachse auch hier deutlich hervortritt. Der Schein spiraliger Anordnung kommt dadurch zu Stande, dass die sämmtlichen Internodien sich nur sehr wenig strecken, und so durch die dichte Stellung der Verzweigungssysteme (die an den consecutiven Achsen einander kreuzen) jener bekannte gedrängte Blüthenstand resultirt. —

An diese scheinbar radiäre Formen schliesst sich eine Anzahl

wirklich radiärer an. Der einfachste Fall findet sich bei Zea Mais, von dem Wigand sagt (a. a. O. p. 90): „Eine Ausnahme der zweizeiligen Stellung der Seitenbildungen habe ich nur bei Zea Mais gefunden, wo sowohl an der weiblichen Aehre, als an der primären Achse des männlichen Blüthenstandes die Aehrchen in vier, rings um die Spindel gleichmässig vertheilten Längsreihen stehen und zwar sämmtlich aus der Hauptachse selbst entspringen, wogegen die sekundären kleineren Aehrchen, welche aus dem unteren Theile der mittleren entspringen und im Kreise um dieselbe herumstehen, die oben beschriebene symmetrische Form haben, und ihre flache Rückenseite der Hauptachse zukehren." — Was das erste Auftreten von seitlichen Sprossungen betrifft, so kann ich die Wigand'schen Angaben nur bestätigen, und möchte nur betonen, dass schon die Inflorescenzachse selbst vor dem Auftreten von Seitensprossungen sich von denen der dorsiventralen Grasinflorescenzen unterscheidet, indem sie nicht wie diese breite Bauch- und Rückenseite und schmale Flanken besitzt, sondern namentlich bei der weiblichen Inflorescenz relativ dick und drehrund ist. Auch in anderen Fällen sind ja die Symmetrieverhältnisse eines Sprosses schon am Vegetationspunkt desselben ausgeprägt (vgl. die Beispiele in „Ueber die Verzweig. dorsiv. Sprosse"). Die Reihen, in denen die vier Seitensprossungen an der Inflorescenzachse stehen, sind übrigens nicht immer gerade, sondern oft bedeutend gedreht. Es liegt nahe, diese vier Reihen paarweise zusammenzufassen und sie als aus Verzweigung von zwei unterdrückten Achsen zweiter Ordnung hervorgegangen zu betrachten, zumal zwischen je zwei Reihen oft eine wulstige Hervorragung der Inflorescenzachse kenntlich ist. Genauere Untersuchung zeigt indess, dass die Vermuthung unrichtig, und dass die Reihen in der That gesondert an der Hauptachse stehen. Die Vegetationspunkte der Inflorescenzachse und die obersten Sprossungen derselben verkümmern, die anderen bilden sich entweder zu Inflorescenzästen (wie im unteren Theil der männlichen Inflorescenz) oder zu Aehrchen aus, die obersten direkt, die unteren, nachdem sie Seitenzweige (die ebenfalls zu Aehrchen werden) angelegt haben. Dies Seitenährchen steht (im radiären Theile der Inflorescenz) entweder rechts oder links, ohne dass innerhalb einer Reihe sich dabei eine Regelmässigkeit beobachten liesse.

Das gegenüberstehende Seitenährchen wird in seltenen Fällen zwar noch angelegt, gelangt aber höchst selten zur Ausbildung. In der weiblichen Inflorescenz stehen demgemäss am Kolben acht Längsreihen von Aehrchen, wo eine grössere Zahl (10, 12 etc.) vorhanden ist, ist wohl anfangs eine höhere Zahl (5, 6 etc.) Achsen erster Ordnung aufgetreten.

Die männlichen Inflorescenzen besitzen an ihrer Basis Seitenzweige, die in der Jugend aufrecht der Hauptspindel angedrückt sind, die Rückenseite ist meist etwas concav. Es sind diese grundständigen Seitenäste ihrerseits an ihrer Basis dorsiventral-zweizeilig verzweigt und bringen an ihrer Basis Seitenäste, an ihren höheren Theilen Sprossungen hervor, die, nachdem sie einen, stets nach der Bauchseite hingerichteten, zum Aehrchen werdenden Spross producirt haben, zu Aehrchen werden. Es tritt hier also dasselbe Verhältniss auf, das oben von Glyceria erwähnt wurde, und die radiäre männliche Inflorescenz besitzt also Seitenäste, die dorsiventral sind und ihre Rückenseite der Hauptachse zukehren.

Dies gilt auch für andere radiäre Inflorsecenzen, z. B. für Setaria. Die Zweige erster Ordnung erscheinen hier an der Inflorescenzspindel, die ähnliche Gestalt hat wie die von Zea (vgl. Fig. 7) in progressiver Reihenfolge, ohne dass in ihrem Auftreten sonst irgend welche Regelmässigkeit, etwa wie bei Zea zu erkennen wäre. Die einzelnen Sprossungen, welche die Inflorescenzachse dicht bedecken, sind natürlich schliesslich auch in Orthostichen geordnet. Die Achsen zweiter Ordnung sind aber auch hier dorsiventral-zweizeilig verzweigt, wie unten näher darzulegen sein wird, die Seitenzweige dritter Ordnung werden aber zu Borsten, während die Achsen zweiter Ordnung selbst zu Aehrchenachsen werden.

Ueberblicken wir die geschilderten Symmetrieverhältnisse, so zeigt sich, dass sich dieselben zwar nicht auf einen Typus zurückführen lassen, sondern auf zwei, den dorsiventralen und den radiären. Die „Tendenz“ der Förderung einer Seite tritt in verschiedener Weise und auch bei den Seitenzweigen der radiären Inflorescenzen hervor. Die beiden Typen sind aber in Wirklichkeit nicht scharf von einander geschieden, wie dies scheinen könnte. Dies zeigen Fälle, wie der von Alopecurus und Phleum, die dorsiventral angelegt sind, aber im fertigen Zustand allseitig mit Blüthen bedeckt

erscheinen. Denkt man sich die Internodien zwischen zwei Inflorescenzästen von Alopecurus verlängert statt verkürzt, so erhält man im Wesentlichen die eigenthümliche Inflorescenz von Coleanthus subtilis: zweizeilig angeordnet sitzen an der Hauptachse Aehrchenbüschel; letztere sind hervorgegangen aus der zweizeiligen Verzweigung eines Seitenastes. Jede Achse endigt mit einem Aehrchen (und zwar mit einer Terminalblüthe, s. u.), gestreckt werden aber nur die Aehrchenstiele, während die sonstigen Internodien des Verzweigungssystems kurz bleiben. Was hier mit sämmtlichen Internodien geschieht, das tritt in anderen, zahlreichen Fällen nur bei den untersten Internodien der Achsen zweiter Ordnung ein, es stehen dann bekanntlich scheinbar einige Inflorescenzäste in halb-quirliger Anordnung an der Inflorescenzachse. Aus gleicher Anlage entwickelt sich also bei den Gräsern der verschiedenste Habitus der Inflorescenzen, ohne dass dabei tiefgreifende Wachsthumsdifferenzen im Spiele wären, vielmehr handelt es sich meist nur um den relativen Grad der Ausbildung der einzelnen Verzweigungssysteme, die Verlängerung oder das Kurzbleiben bestimmter Achsenstücke etc. Auf letzteren Umstand sind auch die eigenthümlichen Inflorescenzen mancher Chlorideen zurückzuführen. So besitzt z. B. Chloris radiata Inflorescenzäste, die zur Blüthezeit horizontal gerichtet von dem Insertionspunkt ausstrahlen. Dieser eigenthümliche Habitus ist darauf zurückzuführen, dass die radiär verzweigte Hauptachse ihren über der Insertion der Inflorescenzäste gelegenen Theil verkümmern lässt (Fig. 14, die mittlere gewölbte Contour). Den Gegensatz dazu bieten Inflorescenzen, wie die von Andropogon Ischaemon. Die Inflorescenzachse ist hier in ihrem unteren Theil radiär verzweigt, sie trägt (in den untersuchten Fällen) meist vier Aeste, die so stehen, dass zwei die normale zweizeilige Stellung fortsetzen, zwei damit gekreuzt sind. Der charakteristische Habitus dieser Inflorescenz ergiebt sich daraus, dass die Seitenachsen sich ebenso so stark entwickeln wie die Hauptachse. In ihrem ährchentragenden Theile ist dieselbe übrigens ebenso wie die Seitenaxen dorsiventral.

Ueber die Entwickelungsfolge der Seitensprossen an den Grasinflorescenzen liegen zahlreiche Mittheilungen von Trécul[1]) vor. Nach denselben würde dieselbe bei den verschiedenen Arten eine sehr verschiedene sein. Neben gewöhnlicher akropetaler Reihenfolge käme basipetale Entstehung der Inflorescenzzweige vor, so z. B. bei Nardus. Bei Glyceria fluitans, Milium effusum, Poa annua sollen sich an der Basis der Inflorescenz neue Zweige bilden, während im oberen Theile derselben die gewöhnliche Anordnung herrscht. Bei Secale Cereale und Lagurus ovatus dagegen sollen zuerst in der Mittelregion der Inflorescenzachse Zweige entstehen, und die Sprossbildung von hier aus dann nach oben wie nach unten fortschreiten. — Ich finde indess in allen disen Fällen, soweit ich sie nachuntersucht habe, nur eine verschiedene Ausbildung akropetal angelegter Organe; die Verschiedenheit ist allerdings oft ziemlich auffällig. So z. B. bei Nardus, wo das Gipfelährchen schon in allen Theilen ausgebildet ist, während die unteren Aehrchen noch die Form kleiner Höcker haben. Es lassen sich dreierlei Modifikationen in dieser Beziehung unterscheiden:

1. Akropetale Anlage und Ausbildung.
2. Akropetale Anlage und basipetale Ausbildung.
3. Akropetale Anlage und Vorauseilen der Mittelregion der Inflorescenzachse.

Als Beispiele für den ersteren Fall mögen die radiären Inflorescenzen von Zea und Setaria, für den zweiten die von Nardus, Lepturus, Psilurus, Milium effusum, Poa annua, für den dritten Alopecurus, Phleum pratense genannt sein. Am auffallendsten ist Lagurus ovatus, wo die mittleren Inflorescenzzweige schon relativ recht gross sind, während die unter ihnen gelegenen als sehr kleine Anlagen sich zeigen. So war es bei dem allerdings sehr spärlichen Material dieser Pflanze, das ich untersuchen konnte. So wenig also a priori ein Grund vorliegt, die Möglichkeit einer Abweichung von der gewöhnlichen akropetalen Anlegungsfolge bei den Gräsern zu leugnen, so wenig habe ich mich doch von deren Stattfinden überzeugen können. Der Grund der verschiedenen Entwickelungsfolge liegt offen-

---

1) Trécul: évoulution de l'inflorescence des Graminées, comptes rendus de l'Acad. des sciences, T. XC, 1880.

bar in der verschieden grossen und raschen Stoffzufuhr. Diejenigen Sprossungen, die in dem nicht begünstigten Inflorescenztheil liegen, verkümmern häufig. Andererseits zeigt sich z. B. beim Weizen die Förderung der Mittelregion der Inflorescenz auch darin, dass hier die Körner im fertigen Zustand schwerer sind, ein Verhältniss, das bei Nardus zu Gunsten der Inflorescenzspitze sich ändern dürfte. Dafür, dass schon ganz angelegte Organe bei den Gräsern plötzlich stehen bleiben und verkümmern, soll unten noch eine Anzahl von Beispielen angeführt werden. —

II. Zur Entwickelungsgeschichte der Aehrchen.

Der normale, d. h. häufigste Bau der Grasährchen ist bekannt genug: am Grunde zwei glumae, darauf an die Aehrchenachse die paleae inferiores, in deren Achsel die Blüthen stehen, die je noch ein Vorblatt, die palea superior, hervorbringen. Es fehlt indess auch nicht an abweichenden Formen, von denen es sich fragt, inwieweit die Erklärungen, durch welche man sie auf den normalen Typus zurückführt, eine Unterstützung resp. Berichtigung in der Entwickelungsgeschichte finden, namentlich, wie weit die „verkümmerten“ Organe etwa auch in der Anlage nachzuweisen sind.

1. Lolium (Fig. 2 u. 3, Taf. I).

Die Aehrchen von Lolium, welche Seitenachsen der Inflorescenz-Hauptachse sind, zeichnen sich bekanntlich dadurch aus, dass die obere, der Inflorescenzachse zugekehrte gluma verkümmert, während die untere stark entwickelt ist und scheinbar das Deckblatt der Aehrchen darstellt. Bei Lolium temulentum ist die fehlende Gluma öfters in entwickeltem Stadium gefunden worden. Die Entwickelungsgeschichte zeigt denn auch, dass sie der Anlage nach stets vorhanden ist (wenigstens in den untersuchten Fällen). Das Deckblatt der Aehrchen ist unterhalb der unteren gluma als ein feiner Saum

noch sichtbar. Ihm gegenüber steht in gleicher Gestalt das Rudiment der unteren, der Inflorescenzachse zugewendete Gluma (Fig. 2), die Anlage derselben bleibt aber auf einem sehr frühen Stadium stehen, während die obere dem Deckblatt superponirte Gluma sich dafür um so üppiger entwickelt. Die Anlage der beiden rudimentären Blattbildungen scheint dabei eine verspätete zu sein — wenigstens werden sie erst sichtbar, nachdem die obere Gluma schon eine ziemlich beträchtliche Grösse erreicht hat. Am Endährchen dagegen treten, wie bekannt, beide Glumae wohlentwickelt auf. Bei Lolium perenne dagegen ist zwar eine Spur des Deckblattes der Aerchenachse oft noch ziemlich deutlich, die derselben gegenüberstehende Gluma aber ist nicht als deutlich abgesonderte Anlage wahrnehmbar. Man kann als Andeutung derselben eine kleine Erhöhung an der Aehrchenachse betrachten, die aber eben so gut eine rein zufällige sein kann. Die Entwickelungsgeschichte bestätigt also bei Lolium temulentum vollständig die durch Vergleichung gewonnene Anschauung und dass diese letztere auch für den Fall spurloser Unterdrückung der einen Gluma gilt, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden.

2. Lepturus cylindricus (Fig. 58 u. 59, Taf. IV).

Die Aehrchen sitzen in Aushöhlungen der ausgeprägt dorsiventralen Inflorescenzachse, deren Rückenseite zweiseitig gewölbt ist. Die auch bei Lolium fehlende Gluma ist hier eben so spurlos unterdrückt, wie das Deckblatt der einblüthigen Aehrchen, dieselben besitzen also im Ganzen drei Hüllblätter, die gluma superior und die beiden paleae. Bei Lepturus pannonicus ist das Aehrchen zweiblüthig und zeigt auch die Anlage einer dritten Blüthe, während andere Lepturusarten bekanntlich einblüthige Aehrchen besitzen, die wir uns aus Verarmung mehrblüthiger Aehrchen hervorgegangen denken können. Das Fehlschlagen der einen Gluma bringen wir auch hier wieder damit in Zusammenhang, dass die Aehrchen in den Aushöhlungen der Inflorescenzachse sitzen und von der stark entwickelten oberen Gluma hinreichend geschützt werden. Bei der Endblüthe, die frei steht, kommen auch hier beide glumae wieder zur Entwickelung. Das Vorauseilen der Endpartie der Inflorescenz

gegenüber der basalen ist hier besonders auffallend. Bei anderen Lepturus-Arten (L. incurvatus, filiformis, pannonicus) ist die untere Gluma bekanntlich noch vorhanden — um so auffallender ist ihre spurlose Unterdrückung bei L. cylindricus.

3. Anthoxanthum odoratum (Fig. 55 u. 56, Taf. III u. IV).

Anthoxanthum ist eines der wenigen Gräser, bei welchen wenigstens einige Autoren Terminalblüthen gelten lassen. So z. B. Doell[1]) und mit ihm Eichler a. a. O. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die Blüthen hier terminal an der Aehrchenachse stehen. An derselben treten zunächst in disticher Stellung sechs Blattanlagen auf, die sechste, oberste, später klein bleibende, wie es scheint, etwas verspätet. Die Distichie dieser Blattanlagen fortsetzend treten dann unterhalb des Achsenendes die Anlagen der zwei Stamina als breite Höcker hervor, während das Carpell hier wie überall als ein die Blüthenachse halbseitig umfassender Ringwall auftritt. Wie aus dem Gesagten hervorgeht, stehen hier somit die Hüllblätter sämmtlich an derselben Achse wie die Blüthe. Nach dem gewöhnlichen Schema ist das Verhältniss hier aber trotzdem so aufzufassen, dass die beiden untersten Hüllblätter glumae sind, die beiden folgenden die paleae inferiores von verkümmerten Seitenblüthen[2]). Man findet in der Achsel der Hüllblätter drei und vier, nicht selten einen Höcker; der als Rudiment einer verkümmerten Blüthenanlage aufgefasst werden kann. Das fünfte Hüllblatt ist die palea inferior der Endblüthe, das sechste die palea superior derselben. Diese, dem gewöhnlichen Falle sich anschliessende Deutung hat nur insofern Schwierigkeit, als die palea inferior und superior an derselben Achse stehen. Nun finden sich aber bei den Gräsern, wie im Folgenden gezeigt werden soll, alle Uebergänge von seitlicher bis zu terminaler Blüthenanlage, und zwar in Fällen, wo Nie-

---

1) Mannheimer Jahresbericht von 1868 p. 41 (Citat nach Eichler).

2) Nach Roeper (zur Flora Mecklenburgs, II, p. 120) hat Kunth „bei einem Cap'schen Exemplar den flos neuter infimus zu einem flos masculus bipaleaceus triander und den flos neuter superior bisweilen zu einem sog. flos bipaleaceus“ ausgebildet gefunden.

mand an der morphologischen Bedeutung der Spelzen zweifelt. Damit fällt für mich der Grund weg, bei Anthoxanthum die beiden obersten Schuppen nicht als Deck- und Vorspelzen gelten zu lassen. In phylogenetischem Sinne sind sie dies jedenfalls und dementsprechend braucht man nur noch einen mit den obersten Hüllblättern gekreuzten „Perigonquirl“ zu ergänzen[1]) (vgl. Eichler a. a. O. „da die beiden Staubgefässe median stehen, so ist allerdings ein mit ihnen gekreuzter Perigonquirl zu ergänzen, aber auch nur einer“). Für die eben vorgetragene Bezeichnung spricht vor Allem auch die Analogie mit Hierochloa, von der Fig. 57 einen Aehrchenquerschnitt giebt. Die bei Anthoxanthum verkümmerten Seitenblüthen sind hier bekanntlich in Form von männlichen, mit drei Staubblättern versehenen Blüthen ausgebildet. Die Endblüthe ist dagegen dimer. Dass sie nicht wirklich terminal sein soll, da Eichler und Doell ein steriles Achsenende oberhalb derselben gefunden haben (mir ist dies bei allerdings spärlichem Material von Hierochloa borealis nicht geglückt, die Entwickelungsgeschichte zu verfolgen hatte ich keine Gelegenheit), ist aus dem angeführten Grunde kein Hinderniss, sie als der Endblüthe von Anthoxanthum gleichwerthig anzusehen.

Der von Doell (vgl. Eichler a. a. O. p. 124) erwähnte Fall einer monströsen Anthotaxumblüthe, wo ein mit den (von Doell als „äusseres Perigon“) betrachteten Hüllblättern fünf und sechs gekreuztes „inneres Perigon“ angegeben wird, scheint mir bei der vollständigen Isolirtheit der Beobachtung und bei der Thatsache, dass sie an einer monströsen Blüthe gemacht wurde, zunächst noch nicht verwerthbar.

Dimere Terminalblüthen an der Aehrchenaxe wie Anthoxanthum hat auch ein anderes Gras:

4. Coleanthus subtilis (Fig. 60—63, Taf. IV).

Die Aehrchen sind ebenfalls einblüthig, es sind aber nur zwei Hüllblätter statt der sechs bei Anthoxanthum vorhanden, allein diese kreuzen sich mit den Staubblättern (vgl. das Diagramm

---

1) In der dimeren, hermaphroditen Endblüthe von Hierochloa stehen die lodiculae alternirend mit p. s. und p. i. der Blüthe.

Fig. 63 und die Fig. 61 und 62). Es fragt sich, wie die beiden Hüllblätter hier zu bezeichnen sind, und wie die Thatsache, dass sie mit den Staubblättern gekreuzt sind, in Uebereinstimmung mit den sonst sich findenden Verhältnissen zu bringen ist.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt Folgendes. Jeder Inflorescenzast schliesst — wenn er nicht verkümmert — mit einer Blüthe ab. Die Entwickelung schreitet dabei von oben nach unten in dem dicht gedrängten Verzweigungssysteme vor, d. h. in jedem aus einer Seitenachse hervorgegangenen Sprosssystem entwickelt sich zunächst die Endblüthe, dann die Seitenachsen erster Ordnung u. a. w. Gestaltet sich ein Spross zum Aehrchen um, so schwillt er unter seinem Ende etwas an, es treten dann die Anlagen der beiden Hüllblätter auf, die sich aber zunächst nicht weiter entwickeln, es geschieht dies erst nach Auftreten der Staubblattanlagen. Die sämmtlichen Inflorescenzachsen sind, wie oben erwähnt, zweizeilig verzweigt. Die Hüllblätter der Endblüthe eines Inflorescenzastes sind so orientirt, dass ihre Medianebenen sich kreuzen mit der Verzweigungsebene des betreffenden Sprosses, d. h. also mit den Medianebenen der (nicht ausgebildeten) Deckblätter seiner Seitensprosse. Die Staubblattanlagen setzen also die Distichie der Seitensprosse wieder fort. Von einem abortirenden dritten Stamen ist zu keiner Zeit etwas zu sehen, die Blüthen sind vielmehr dimer, wobei dem dorsiventralen Charakter des ganzen Verzweigungssystems entsprechend die Staubblattanlagen auf einer Seite der Blüthenachse einander etwas genähert sind. Sie überholen zunächst die Anlagen der Hüllblätter, von denen das obere lang mit breit abgestutztem Rande ist, während das untere mehr zugespitzt sich gestaltet, im fertigen Zustand ist das erstere gewöhnlich tief ausgerandet resp. zweispaltig „palea bifida". Das Carpell erscheint als einseitiger Ringwall, dessen Medianebene sich mit der Insertionsebene der Stamina kreuzt, dementsprechend kreuzen sich auch im fertigen Zustand — soweit Herbarmaterial ein Urtheil gestattet — die Narben mit den Staubblättern. Der letztere Umstand, der mit den Stellungsverhältnissen in der Blüthe von Anthotaxum und Hierochloa übereinstimmt, lässt eine Ableitung der Coleanthusblüthe aus trimerem Typus durch Verkümmerung eines (resp. von vieren) Staubblättern unthunlich erscheinen, denn dann müsste die Stellung der Narben eine andere

sein, ausserdem weisen auch alle sonstigen Verhältnisse auf einen typisch dimeren Bau hin.

Man könnte nun daran denken, die zwei Hüllblätter als Perigonblätter aufzufassen. Allein sie stimmen in allen ihren Eigenschaften so sehr mit den Spelzen anderer Gräser überein, dass eine solche Bezeichnung nicht gerathen erscheint, zumal man dann ein Gras vor sich hätte, dass von allen anderen sich in der auffallendsten Weise durch das Fehlen von Hüllblättern und das Vorhandensein eines Perigons (von der Entstehung des letzteren ganz abgesehen) unterschiede. Die beiden Hüllblätter werden denn auch gewöhnlich als paleae bezeichnet (z. B. in Nees v. Eesenbeck genera plantarum florae Germaniae „glumae nullae, paleae duae") ebenso bei Koch und Eichler (a. a. O. p. 129). Ich glaube aber vielmehr, dass die Hüllblätter als glumae zu bezeichnen, die paleae dagegen spurlos unterdrückt sind. Die unterdrückten paleae würden sich mit den glumae kreuzen, d. h. dieselben Medianebenen besitzen, wie die Staubblätter (s. d. Diagramm Fig. 63). Dann existirt in dem einblütigen Aehrchen dieselbe Anordnung der Theile (von der Dimerie abgesehen) wie in dem von Hordeum, wo die glumae ebenfalls bekanntlich mit den paleae gekreuzt sind. Wollte man dagegen unter derselben Voraussetzung annehmen, die glumae seien abortirt, so würde das über die Schwierigkeit nicht hinaushelfen, während wir in dem von mir angenommenen Falle ein Anthoxanthum-Aehrchen mit Hordeumstellung der glumae haben, die beiden paleae inferiores der (bei Anthoxanthum nicht zur Entwickelung gelangenden) Seitenblüthen fallen hier weg, ohne dass man anzunehmen brauchte, sie seien abortirt. Für die paleae dagegen ist mir dies nicht nur in vergleichendem, sondern in phylogenetischem Sinne wahrscheinlich, und wir dürfen dies Abortiren wohl damit in Zusammenhang bringen, dass die Blüthen von Coleanthus sehr klein sind, ausserdem die ganze Inflorescenz bis kurz vor dem Aufblühen in einer Blattscheide steckt, so dass also die Nothwendigkeit eines ausgiebigen Schutzes hier wegfällt, und dass mit dem Ueberflüssigwerden von Organen ein Verkümmern derselben verbunden ist, dafür liefert Lolium ein Beispiel.

5. Hordeum (Fig. 4—6 Taf. I).

Aus dieser Gattung wurden Hordeum distichum und H. (Critho) Aegiceras untersucht. Die Anordnung der Seitenachsen an der wie gewöhnlich dorsiventral-zweizeilig verzweigten Inflorescenzachse ist die, dass jeder Seitenspross noch je zwei secundäre Seitenachsen (von denen eine gegen die Bauch-, die andere gegen die Rückenseite der Gesammtinflorescenz hin gerichtet ist) producirt, alle drei Seitensprosse (der zweiter Ordnung und die beiden dritter Ordnung) werden zu einblüthigen Aehrchen. Das Auffallende an denselben ist hier bekanntlich, dass die glumae sich mit den paleae kreuzen, während sie sonst in eine Ebene mit denselben fallen. Sie entstehen an den Mitteläหrchen rechts und links, einander auf der Bauchseite genähert, unterhalb jeder gluma steht dann noch die rudimentäre Braktee einer der Seitenblüthen (Fig. 5, br_1, br_2). Bedenkt man, dass es eine sehr häufige Erscheinung bei der Verzweigung der Gräser ist, dass die Verzweigungsebenen der Tochterachsen sich mit der der Mutterachse kreuzen, also das erste Blatt der ersteren (von dem sehr häufig unterdrückten, bei Coix z. B. vorhandenen Vorblatt) derselben Achse um $^1/_4$ des Achsenumfanges absteht, so wird auch das Stellungsverhältniss zwischen glumae und paleae bei Hordeum etc., wie ich glaube, weniger Auffallendes haben. — Die Blüthe entsteht sehr nahe am Scheitel der Aehrchenachse, so dass es den Anschein hat, sie sei terminal. Später aber wächst das nicht zur Blüthenbildung verbrauchte Stück der Aehrchenachse weiter, und erscheint dann als der palea superior gegenüberstehende Spitze (Fig. 6 Ax).

Einen weiteren Uebergang zur Terminalstellung der Blüthen bietet

6. Phalaris arundinacea (Fig. 13).

Die Zahl der glumae ist hier bekanntlich dieselbe wie bei Anthoxanthum, d. h. durch Verkümmerung zweier Seitenblüthen, vier. Die Endblüthe des Aehrchens tritt hier unmittelbar am Scheitel selbst auf, sie ist gleich von Anfang an am Ende der Blüthenachse inserirt, derart, dass der Scheitel durch das Auftreten derselben verflacht erscheint. Trotzdem ist sie aber nicht wirklich endständig. Es wird nämlich zur Bildung der Blüthe nicht die

ganze Masse des Vegetationspunktes aufgebraucht, ein kleines, aber beim ersten Auftreten der Blüthenachse nicht als gesondert kennbares Stück des Vegetationspunktes bleibt übrig und ist dann später als Rudiment der Aehrchenachsen-Spitze kenntlich. Es hat aber dieselbe gleich von Anfang an seitliche Stellung, weil die Blüthenanlage den grössten Theil der Vegetationspunkts-Oberfläche sofort bei ihrer Anlage occupirt. Es leuchtet ein, dass von hier aus nur ein sehr kleiner Schritt bis zu wirklicher Terminalstellung der Blüthe wie bei Anthoxanthum liegt und dass die sechs Blätter an dem Aehrchen von Anthoxantum trotzdem dieselbe „morphologische Bedeutung" haben, wie die von Phalaris. — Als weitere Zwischenstufe zwischen der Blüthenstellung von Anthoxanthum und Phalaris kann man z. B. noch die von

7. -Andropogon Ischaemon

betrachten. Die Blüthen stehen hier terminal an der Aehrchenachse. Man beobachtet indess beim Auftreten derselben ein Unsymmetrischwerden des Vegetationspunktes der Aehrchenachse, was darauf hindeutet, dass auch hier wie bei Phalaris nicht der ganze Vegetationspunkt zur Blüthenbildung verbraucht wird. Irgend welches Rudiment der Aehrchenachsen-Spitze ist aber späterhin nicht mehr wahrzunehmen, das nicht zur Blüthenbildung verwendete Stück derselben entwickelt sich eben nicht weiter, und wird in Folge dessen unkenntlich.

Auch bei Milium effusum ist die Blüthe anscheinend terminal, wenn man nicht einen sehr schwachen, der palea inferior gegenüberstehenden Höcker für das Rudiment der Aehrchenachsenspitze halten will, und Aehnliches liesse sich noch für eine ganze Anzahl anderer Gräser anführen. Terminal sind z. B. auch die Blüthen von Alopecurus, ferner die von Zea, Coïx u. a. In anderen Fällen, wie z. B. dem von Setaria italica (Fig. 11 u. 22) abgebildeten erkennt man dagegen sowohl in der Anlage, als später deutlich die zur Seite gedrängte Aehrchenachsenspitze.

8. Setaria (Fig. 7—18 Taf. I).

Von der durch die bekannte Borstenbildung an der Inflorescenz ausgezeichneten Gattung Setaria wurden S. glauca und S. italica untersucht. Die Inflorescenz ist in beiden Fällen radiär verzweigt und dementsprechend hat, wie oben schon hervorgehoben wurde, die Inflorescenzachse eine walzlich-cylindrische Form im Gegensatz zu der dorsiventraler Inflorescenzen. Die Anlagen der Seitensprosse an der Inflorescenzachse von S. glauca sind relativ klein und wachsen nur langsam heran. Die Spitze der Inflorescenzachse bleibt blüthenleer und verlängert sich später borstenförmig. Die Seitenzweige der Inflorescenz sind dorsiventral-zweizeilig verzweigt, allein nur die Achsen zweiter Ordnung selbst entwickeln Blüthen, die anderen bleiben steril und verlängern sich zu den Borsten. In welcher Weise die Verzweigung der Achsen zweiter Ordnung vor sich geht, erhellt aus den Figuren 8, 9, 10, 16, 17, 18. In Fig. 16 und 17 ist ein solches Verzweigungssystem in Vorder- und Rückenansicht abgebildet und die Stellung der Zweige in Fig. 18 wiedergegeben. Die Achse zweiter Ordnung (A) hat die zweizeilig-dorsiventral gestellten, zu Borsten werdenden Seitenzweige 1—5 erzeugt. Jeder derselben verzweigt sich in einer Ebene, die sich mit der Verzweigungsebene seiner Abstammungsachse kreuzt. Gewöhnlich aber wird nur auf der der Hauptachse der Inflorescenz abgewandten Seite ein Tochterspross gebildet, der sich in der in Fig. 18 angegebenen Weise weiter verzweigt, so dass kleine wicklige Verzweigungssysteme resultiren, die zusammen den Borstenkranz um die Aehrchen bilden. Es ergiebt sich zugleich aus dem Gesagten, warum die Borsten das Aehrchen nicht allseitig umgeben, sondern — mit wenigen Ausnahmen (a Fig. 18) die der Inflorescenzachse zugekehrte Seite desselben frei lassen. Die Borsten sind also, wie schon Hofmeister andeutet (Allg. Morphologie p. 541), sterile Achsen. Wenn er aber angiebt, „nach Anlegung der drei glumae und gelegentlich auch einer Polea entwickeln diese Aehrchenrudimente sich nicht weiter, sie vertrocknen späterhin und fallen meistens von den inzwischen langgestreckten Stielen ab, welche die Borsten der Inflorescenz darstellen", so trifft dies, wenigstens bei den von mir untersuchten Formen in dieser Allgemeinheit nicht zu, auf welche Arten sich seine Beobach-

tung stützt, giebt Hofmeister nicht an. Bei den genannten Setariaarten kommt es vielmehr in den meisten Fällen gar nicht zur Anlegung seitlicher Organe. Zuweilen sind Rudimente der paleae in Form von Höckern kenntlich, in selteneren Fällen fanden sich auch wirkliche fertile Zweige an Stelle der Borsten mit glumae, paleae und Blüthen auf langgestreckten Stielen, ob dieselben es zur Fruchtbildung zu bringen vermögen, kann ich nicht angeben. Die glumae der Achsen zweiter Ordnung kreuzen sich mit der Verzweigungsebene derselben. Das Aehrchen schliesst zwei Blüthen ein, die beide seitlich sind, die untere derselben ist bekanntlich gewöhnlich männlich oder abortirt sie. Die obere entsteht nahe an der Achsenspitze (Fig. 11), die letztere ist aber neben der Blüthenanlage doch noch deutlich erkennbar und erscheint später auf die Seite gedrängt (Ax Fig. 11), während die Blüthe sich in anscheinend terminaler Stellung entwickelt, wie dies bei vielen Gräsern mit „einblüthigen“ Aehrchen der Fall ist (Fig. 12).

Bei Setaria bleiben, wenigstens bei S. glauca und viridis, die Stachelborsten an der Infloreseenzachse stehen, während die Früchte resp. die fruchtbaren Aehrchen abfallen. Die Zahl der Borsten ist eine sehr variirende, oft trifft man nur einige wenige an. Dieselben können hier also wohl nur den Zweck haben, das Auspicken der Samen durch Vögel zu verhindern, bei zwei anderen Gattungen haben sie sich anderen Funktionen angepasst. Hierher gehören Pennisetum und Cenchrus.

9. Pennisetum (Fig. 19—21 Taf. I).

Pennisetum kann, wie schon Vaucher (hist. physiol. des plantes d'Europe IV. p. 551) bemerkt, als eine vervollkommnete Setaria betrachtet werden: die Borstenhülle am Grunde der Aehrchen ist aus zahlreicheren Elementen zusammengesetzt und aus längeren Borsten gebildet. Die Borstenhülle ist aber nicht mehr blos Schutzorgan für die heranreifende Frucht, sondern auch Vorbereitungsmittel für dieselbe. Sie fällt nämlich mit dem Aehrchen ab und dient so denselben Zwecken, welche so viele Stacheln und Haken an Früchten haben. Die Entwickelung der Borstenhüllen aber verläuft ganz ähnlich wie die von Setaria, wie dies die Pennisetum verticillatum ent-

nommenen Figuren 19—21 zeigen: auch hier werden nur die Enden der Achsen zweiter Ordnung fertil, während sich aus ihren Seitenzweigen, die steril bleiben, die Borstenhülle bildet, wobei jede Achse nur zwei oder einen grundständigen Seitenzweig resp. Borste höherer Ordnung producirt.

Ganz anders ist scheinbar das Gebilde, welches die Aehrchen von

10. Cenchrus (echinatus und spinifex, Fig. 22—29 Taf. I u. II).

umgiebt. „Hoc loco Cenchri involucrum unico folio formatum esse addere sufficit", sagt Doell in seiner Bearbeitung der Gramineen „Flora brasiliensis" vol. II, pars II.

In der That sind die Aehrchen umhüllt von einer blattartigen, mit breiten Stacheln besetzten nach hinten offenen Hülle, wie das aus dem Querschnitt Fig. 29 hervorgeht. An anderen Stellen äussert sich Doell ebenfalls über diese sonderbare Bildung „utriusque generis involucella e folio singulo an e plurimis originem ducant adhuc mihi non est exploratum". — Wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, ist indess die Doell'sche Auffassung eine irrige, vielmehr kommt das die Form eines stachligen „Blattes" zeigende Involucrum von Cenchrus zu Stande durch Steigerung der Verhältnisse, die wir bei Setaria und Pennisetum fanden. Allerdings auf eine recht sonderbare Weise.

Wie Fig. 22 zeigt (eine Seitenansicht der jungen Inflorescenzachse), stehen auch hier die Sprossungen der letzteren in spiraliger Anordnung. Jede dieser Achsen zweiter Ordnung ist wieder zweizeilig verzweigt. Es entsteht also zunächst rechts und links je ein Seitenzweig, jeder dieser Seitenzweige verzweigt sich wieder in eine Ebene, die sich mit der Verzweigungsebene seiner Mutterachse kreuzt. Fig. 25 zeigt ein Verzweigungssystem in diesem Stadium, in Vorderansicht, d. h. von der der Inflorescenzachse abgewandten Seite. Die beiden Achsenanlagen vierter Ordnung aber erscheinen nicht mehr frei, sondern sie hängen an ihrer Basis zusammen. Damit ist der Anfang des Involucrums gegeben: dies ist nämlich nichts anderes, als ein Verwachsungsproduct der sämmtlichen Strahlen der zwei rechts und links von der Achse zweiter Ordnung entstehenden Zweigsyteme.

Nach hinten, gegen die Inflorescenzachse zu, verwachsen die

Zweigsysteme nicht. Vorne dagegen erscheinen sie später als eine einheitliche Masse, deren Zusammensetzung aus zwei Zweigsystemen häufig durch eine, an der Grenze derselben verlaufende flache Furche kenntlich ist. Die Verwachsung der einzelnen Borsten unter sich und die Verwachsung der beiden, aus den Verzweigungen zweier getrennter Achsen dritter Ordnung entstandenen Borstenkomplexe kommt nun auf eine Weise zu Stande, für welche ein Analogon mir nicht bekannt ist. In Figur 24 hat die zur Borste resp. zum Involucrumsstachel werdende Achse 2 (die als Seitenachse an der Achse zweiter Ordnung I entstand) die Seitensprossanlagen 3a und 3b gebildet [1]). Diese beiden Seitensprossungen werden nun bald nach ihrer Entstehung mit einander verbunden durch eine wellartige Erhebung (w), die auf der Bauchseite ihrer Mutterachse zwischen ihnen hervortritt. Betrachtet man sie in einem späteren Stadium, so gewinnt es den Anschein, als ob sie aus dem Walle w, nicht aus der Achse 2 entsprängen. Und da diese Vereinigung durch die wallartige Wucherung überhaupt bei allen fernerhin auftretenden Verzweigungen erfolgt, so gewinnt es den Anschein, als ob die Stacheln des Involuceums insgesammt aus einem die Aehrchen einseitig umgebenden Walle in basipetaler Reihenfolge entsprängen: eine Ansicht, der auch ich mich zuneigte, ehe es mir gelang, den wahren Sachverhalt festzustellen. Der Zusammenhang der einzelnen Stacheln ist freilich, namentlich in etwas älteren Complexen, da die Vereinigung durch die zwischen ihnen auftretende Wucherung sehr früh geschieht, nicht ganz leicht festzustellen, wie dies auch die Figuren 26, 27, 28 darthun mögen, man könnte geneigt sein, wenigstens die späterhin auftretenden Sprossungen als Neubildungen aus der wallartigen Wucherung als „Emergenzen“ aufzufassen, allein eine eingehende Untersuchung führt schliesslich doch zu dem Resultate, dass hier genau derselbe Verzweigungsmodus vorliegt, wie bei Pennisetum, verdeckt nur durch die frühzeitige Verwachsung der einzelnen Sprossgenerationen vermittelst des oben geschilderten, eigenthümlichen Vorgangs. Dass das Involucrum von Cenchrus kein „folium unicum“ ist, braucht demnach wohl kaum mehr betont zu werden.

---

1) Die Bezeichnung 3a steht irrthümlicherweise um einen Höcker zu weit rechts.

Der Spross I und seine beiden Seitensprosse werden normaler Weise zu Aehrchen, die aus einer End- und einer Seitenblüthe bestehen; letztere wie gewöhnlich männlich oder verkümmert. Dass die erste Gluma des Mittelährchens (Spross I) dem Involucrum zugekehrt ist („Cenchri spiculas — —, quarum primam glumam, involucro obverti alioquin satis mirum videretur“ Doell, a. a. O.), ist nach dem über Setaria oben Gesagten ganz selbstverständlich. Uebrigens schlägt nicht selten auch einer der Seitensprosse von I fehl und bildet sich statt zum Aehrchen zum Involucrumstachel aus (Fig. 27 links, 28 rechts), gelegentlich wohl auch beide, wie andererseits es auch vorkommt, dass sonst zu Stacheln werdende Sprossungen Aehrchen ausbilden, so dass die Zahl der Aehrchen, die von einem Involucrum umschlossen werden, von 1—5 variirt. — Das Involucrum mit seinen breiten Stacheln ist bei der Reife ein festes hartes grösstentheils aus Sklerenchym bestehendes Gebilde, das den Früchten einen ausgezeichneten Schutz gewährt, und da es mit ihnen abfällt, ihnen zugleich als Verbreitungsmittel dient, indem es sich mittelst der Stacheln an die Haare von Thieren etc. anheftet. Möglich, dass die Uebereinstimmung von Pennisetum und Cenchrus in Pennisetum cenchroïdes noch eine weitere Uebergangsstufe findet, ich habe diese Form nicht untersucht. Doch auch ohne dieselbe ist die Reihe Setaria, Pennisetum, Cenchrus klar genug; Cenchrus stammt von einer Form ab, welche ein Setaria-„Involucrum“ besass. Dass die Borsten einer Setaria bei den Vorfahren derselben alle fertile Achsen gewesen sein sollten, scheint mir nicht wahrscheinlich. Vielmehr verkümmerten anfangs wohl nur einige wenige, wie dies ja bei Setaria, wie erwähnt, auch jetzt noch zuweilen der Fall ist, die andern aber traten von Anfang an als rudimentäre Neubildungen auf. Denn nicht jede Verkümmerungsform ist wirklich phylogenetisch als solche aufzufassen, es giebt, wie im Verlaufe dieser Untersuchung öfters zu betonen sein wird, einerseits phylogenetisch absolut bedeutungslose Verkümmerungsformen, andererseits, wenn der Ausdruck gestattet ist, Verkümmerungs-Neubildungen, d. h. solche, die ebenfalls nicht als Reste ursprünglich reicher ausgestatteter Organe aufzufassen sind, sondern von Anfang an in rudimentärer Form auftraten, bei den Vorfahren der heutigen Formen vermuthlich aber noch nicht existirten.

Schutzeinrichtungen zu Gunsten der Früchte sind nun noch bei einer Anzahl anderer Gramineen getroffen, von denen einige hervorgehoben sein mögen, da sie eine deutliche Illustration des alten Satzes liefern, dass Organe der verschiedensten Art denselben Funktionen angepasst sein können.

11. Anthephora elegans (Fig. 46—53, Taf. III).

Bei Anthephora sind die Aehrchen eingeschlossen in ein eigenthümliches krugartiges Gebilde, das Involucrum, das, wie Fig. 53 zeigt, aus mehreren unten vereinigten Armen besteht. Die Zahl der letzteren beträgt meist vier, sie sind platte zähe Gebilde, welche eine Anzahl von Aehrchen, deren Zahl meist mit der der Arme des Involucrums übereinstimmt, einschliessen. Dass dieses Involucrum dieselbe physiologische Bedeutung, wie das von Cenchrus hat, kann keinem Zweifel unterliegen, es fällt auch bei der Reife mit ab. Das Involucrum kommt aber auf eine ganz andere Weise wie das von Cenchrus zu Stande, es entsteht, wie aus dem fertigen Zustand richtig geschlossen wurde, durch Verwachsung der äusseren glumae von vier resp. bei drei- oder vierzähligem Involucrum von drei oder fünf Aehrchen. So sagt z. B. Doell (a. a. O. p. 331): „unde Anthephorae involucrum e plurimis foliis glumaceis basi coalitis formari non ex unico ut in Coice facile conjicitur.“ — Seine weiteren Ausführungen und das von ihm gegebene Diagramm zeigen aber, dass er die vom Involucrum eingeschlossene Partial-Inflorescenz unrichtig auffasst.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt Folgendes: An der Inflorescenzachse stehen Seitenachsen, an deren Basis ein Bracteenrudiment (br Fig. 49) deutlich wahrnehmbar ist, in radiärer Anordnung. Jede dieser Seitenachsen bildet rechts und links je einen Tochterspross, der sich ebenfalls zweizeilig und in einer mit der Verzweigungsebene seiner Hauptachse gekreuzten Ebene verzweigt. Es kommt aber nur ein Tochterspross vierter Ordnung zur Anlage und zur Entwickelung, nämlich an jeder Achse dritter nur der auf der der Inflorescenzachse abgekehrten Seite stehende, also die Sprosse a und b in den Figuren. Da weder Haupt- noch Seitenachsen in diesem Verzweigungssysteme sich verlängern, so bilden sie ein dicht zusammenstehendes Büschel. In diesem schreitet die Entwickelung nicht nach

der Altersfolge fort, vielmehr eilen die jüngsten Zweige, a und b, den älteren Achsen voraus. Am meisten zurück aber bleibt die relative Hauptachse des kleinen Verzweigungssystems I. Sie verkümmert späterhin und bildet sich nur selten zu einem Aehrchen aus. Auch ihre Tochtersprosse 2 und 1 verkümmern in nicht ganz seltenen Fällen, so dass dann nur zwei Aehrchen im Involucrum vorhanden sind, viel weniger häufig erstreckt sich die Verkümmerung auch auf eine der Achsen a und b, so dass schliesslich nur eine Achse zur Aehrchenbildung übrig bleibt. Normal aber sind vier Aehrchen vorhanden, gebildet durch 2, 3, a und b, während I verkümmert. Die Normalzahl der Aehrchen findet also ihre Erklärung sehr einfach in den besprochenen Verzweigungsverhältnissen. Die Achse I bleibt in ihrer Entwickelung stehen, nachdem sie die Anlagen zweier glumae in Form von mehr oder minder deutlich hervortretenden Höckern gebildet hat, bringt auch sie es zur Weiterentwickelung, so sind fünf Aehrchen im Involucrum vorhanden, eine Zahl, die wohl zuweilen auch dadurch erreicht werden mag, dass a oder b noch einen fertilen Seitenzweig bilden, wie dies in dem Schema angedeutet ist, während I in diesem Falle verkümmert. Auch a und b sind gewöhnlich nicht ganz gleichmässig entwickelt, eines eilt dem andern voraus und steht dann vor der Mitte von I, weil es in dem engen Raume sich am meisten Platz macht (Fig. 50). Ich führe diesen Umstand an, weil er wohl mit Veranlassung zu dem unrichtigen von Doell a. a. O. gegebenen Diagramm gewesen ist, die in unserem Schema Fig. 52 angegebene Stellung also im fertigen Zustande durch die ungleichmässige Entwickelung der einzelnen Achsen nicht mehr deutlich wahrnehmbar ist. — Jedes Aehrchen hat fünf Hüllblätter, zwei glumae, die palea inferior einer verkümmernden Blüthe („flos neuter“) und zwei paleae. Die unteren, nach aussen gekehrten glumae der vier Aehrchen verwachsen mit einander, gewinnen eine lederartige zähe Textur und stellen so die vier Arme des Involucrums dar. Entwickelt sich die Achse I ebenfalls zum Aehrchen, so steht sie, von den stärkeren heranwachsenden Tochtersprossen verschoben, annähernd in der Mitte des ganzen Complexes. Sie hat dann drei glumae, d. h. ihre gluma inferior ist nicht zum Involucrum-Arm ausgebildet, was auch gar keinen Zweck hätte, da diese glumae, wie sich aus dem Diagramm

Fig. 52 ergiebt, nicht nach aussen gekehrt sind, vielmehr eine der Medianebene des Sprosssystemes parallele Stellung einnehmen. Dadurch erledigt sich Doell's Bemerkung: „nonnumquam vero spicula interiore, plerumque paene centrali, accedente solito spicularum numero exceditur. Hujusmodi spicula tribus glumis gaudet, quarum infima — bractea mihi videtur esse, e cujus axilla spicula accessoria nascitur, iisdem taxonomiae legibus obnoxia atque reliquae spiculae, quae e loborum involucralium axilla prodeunt" (a. a. O. p. 313). Dass es sich hierbei, wie bei den Seitenährchen, um zwei glumae und die paleae inferior eines „flos neuter" handelt, geht deutlich z. B. aus dem Längsschnitt, Fig. 46, hervor, wo das Rudiment dieser verkümmernden Seitenblüthe wahrnehmbar ist. Will man trotzdem die untere gluma hier zugleich als Braktee betrachten, so wird dagegen bei den Achen 2, 3, a und b nicht viel einzuwenden sein, nur hat sie dann hier eine andere „morphologische Bedeutung" als bei der Achse I, wenn diese fertil wird, denn hier handelt es sich dann natürlich nicht um eine Braktee.

Involucra eigenthümlicher Art finden sich noch bei anderen Gramineen, so, wie auch Doell erwähnt, bei Coix.

12. Coix (Fig. 30—45, Taf. II u. III).

Die Gattung Coix zeichnet sich bekanntlich vor allem durch das eigenthümliche, bei der Fruchtreife steinharte Gebilde aus, welches die weibliche Blüthe umschliesst. Ueber die Natur dieses Involucrums kann wohl kaum ein Zweifel herrschen. Untersucht man eine grössere Anzahl Pflanzen, so werden sich fast immer solche darunter finden, bei welchen das Involucrum eine kleine grüne Spitze oder eine ziemlich grosse Blattspreite trägt, woraus sich von selbst ergiebt, dass es den geschlossenen Scheidentheil eines Blattes darstellt, dessen Spreite gewöhnlich nicht zur Entwickelung gelangt. Wenn Le Maout und Decaisne (traité générale de botanique descriptive, II. Ed. p. 625) es als „glume externe" des weiblichen Aehrchens bezeichnen, so geschah dies wohl auf Grund des missverstandenen dort abgebildeten Querschnittes.

Während bei den meisten Gräsern die Inflorescenzen die Hauptachse abschliessen, terminal sind, findet bei Coix reichliche Bildung axillärer Inflorescenzen statt, die ihrerseits wieder andere blühende Axel-

sprosse produciren. Die Auffassung der einzelnen Inflorescenz war nun gewöhnlich wohl die, dass jede Inflorescenz in ihrem oberen Theile männlich sei, in ihrem unteren ein vom Involucrum umschlossenes weibliches Aehrchen besitze.

Was zunächst den oberen männlichen Theil der Inflorescenz betrifft, so zeigt Fig. 31, dass die Anordnung der Sprosse an demselben die gewöhnliche dorsiventral-zweizeilige ist. Die Seitenzweige der Inflorescenzachse verzweigen sich ihrerseits ebenso, produciren aber selten mehr, als je einen Seitenzweig auf Bauch- und Rückenseite, bei schwächeren Inflorescenzen treten nur auf einer Seite Seitenzweige an den Achsen zweiter Ordnung auf oder es unterbleibt die Verzweigung vollständig und die Seitenachsen zweiter Ordnung werden direkt zu Aehrchen. Die unterste dieser Seitenachsen besitzt noch ein dem „Involucrum“-Blatt gegenüberstehendes stengelumfassendes Deckblatt (br Fig. 30), das aber auf früher Stufe der Entwickelung stehen bleibt. An den weiter nach oben stehenden Inflorescenzachsen ist das Deckblattrudiment entweder gar nicht oder höchst rudimentär ausgebildet. Die Ausbildung der männlichen Aehrchen stimmt, wie der Querschnitt Fig. 33 zeigt, mit den von Zea Mais überein, es findet sich eine End- und eine Seitenblüthe, deren Staubblätter durch den Schnitt etwas verschoben sind. Die Endblüthe ist hier wirklich terminal an der Aehrchenachse, wie Fig. 32 zeigt.

Es gelingt nicht, ein der Palea inferior gegenüberstehendes Rudiment der Aehrchenachse wahrzunehmen. Der ganze Endtheil der männlichen Inflorescenz, wie sie hier gleich genannt sein mag, verkümmert mit mehreren darunter stehenden Inflorescenzästen, an denen gewöhnlich schon weit vorgeschrittene männliche Blüthen sich finden. Diese Sprossungen bleiben in ihrer Entwickelung (oft nach Anlage der Stamina etc.) stehen und sind bald in ihrer helleren Farbe, die offenbar von der Plasmaarmuth ihrer Zellen herrührt, kenntlich. Die sämmtlichen männlichen Blüthen werden zwitterig angelegt.

An dem Involucralblatte ist anfangs deutlich der Einschnitt sichtbar, der die Grenze der beiden Blattränder bezeichnet, später erscheint das Involucrum als ein durchaus geschlossener Schlauch, wahrscheinlich durch Verlängerung der basalen Region derselben. Das vom Involucrum umschlossene Gebilde ist nun nach meiner

Ansicht nicht als ein weibliches Aehrchen mit den Rudimenten einiger anderer Aehrchen aufzufassen, sondern als eine reducirte weibliche Inflorescenz, wie dies aus der Entwickelungsgeschichte hervorgeht. Die Figuren 34—38 stellen aus dem Involucrum herauspräparirte weibliche Inflorescenzen dar, 37 von der Rücken-, 36 von der Bauchseite. W ist das weibliche Aehrchen. Wie ersichtlich, entsteht es an der Achse der weiblichen Inflorescenz als Achse dritter Ordnung. Ihr gegenüber ist noch eine zweite Blüthe W_1 angelegt, die aber nicht zur Ausbildung gelangt. Die anderen Aeste der Inflorescenzachse gewinnen nur eine sehr kümmerliche Entwickelung, sie machen zwar ebenfalls Versuche zur Blüthenbildung, die aber normal zu keinem Ziele führen, sondern mit Verkümmerung enden (vgl. Fig. 37). Die Inflorescenzachse und der Ast, auf dem das weibliche Aehrchen sitzt, wachsen später zu den bleichen, platten, mit stumpfer Endigung versehenen Bildungen heran, die aus dem Involuceum hervorragen und auf den Querschnitten als die Achsen WJ_1 und WJ_2 erscheinen. Bei besonders kräftigen Inflorescenzen mögen sie wohl auch zur Entwickelung gelangen und fertile Aehrchen produciren. Bei schwächeren Inflorescenzen steht das weibliche Aehrchen an der Inflorescenzachse selbst (Fig. 34), wie dies nach dem oben Erwähnten ja auch bei den männlichen Inflorescenzen vorkommt. Auch das Verkümmern der oberen Theile der Inflorescenzen findet sein Analogon in dem oben beschriebenen Verhalten desselben Theiles der männlichen Inflorescenz, nur dass es eben bei der weiblichen Inflorescenz viel früher eintritt als bei der männlichen.

An der weiblichen Inflorescenzachse stehen zwei Blätter, von denen das eine (v Fig. 35, 36, 38) eine relativ dicke Schuppe ist, die nicht ganz die Hälfte der Inflorenzachse umfasst, während das obere (i) stengelumfassend ist. Wie der Querschnitt, z. B. Fig. 43, bl_1 zeigt, ist v das Vorblatt der weiblichen Inflorescenz, durch Druck zweikielig (und durch schwache Entwickelung seines Mitteltheiles in zwei Spitzen auslaufend (Fig. 38), die aber unten zusammenhängen) und der Abstammungsachse I (die mit einer männlichen Inflorescenz endigt) adossirt (vgl. die Figurenerklärung und weiter unten). Die Mediane von v steht der Mediane des verwachsenen Involucralblattes, des Deckblattes der weiblichen Inflorescenz, gegen-

über, während die von i sich mit der von v kreuzt. Das Blatt i entspricht demjenigen an der männlichen Inflorescenz stehenden Blatte, welches sich zum Involucrum der weiblichen Inflorescenz ausbildet. Der Spross in seiner Achsel aber entwickelt sich nicht, er wird sogar oft kaum angedeutet (Fig. 34), ihm gegenüber steht dann der (erste und einzige) fertile Inflorescenzast — Stellungsverhältnisse also, die durchaus mit denen an der männlichen Inflorescenz übereinstimmen. Die Entwickelung des weiblichen Aehrchens selbst stimmt durchaus mit der des männlichen überein. Hier wie dort finden sich zwei glumae, eine (bei den weiblichen Aehrchen abortirende) Seitenblüthe und eine zur Entwickelung gelangende Endblüthe. Auch hier ist dieselbe zwitterig angelgt: die stamina gelangen bis zur Entwickelung der Pollenmutterzellen, bleiben dann aber stehen und verkümmern.

Durchschnitte durch das Involucrum geben am besten Auskunft über die Lagerung der in dasselbe eingezwängten Organe. Die Figuren 39, 42, 44 zeigen solche in verschiedener Höhe geführte Querschnitte. In Fig. 43 ist H die Hauptachse der ganzen Pflanze. In der Achsel des Laubblattes br_I entstand die Seitenachse I, v_1 ist deren an die Hauptachse angedrücktes Vorblatt. Die Achse I endigt mit einer männlichen Inflorescenz, von der ein Aehrchen noch getroffen ist (unten rechts). Sie erzeugt zwei, später durch ein langes Internodium getrennte Seitensprosse, nämlich den Spross I, dessen Deckblatt nicht sichtbar ist, wohl aber sein Vorblatt v_1 und er endigt wieder mit einer männlichen Inflorescenz und verzweigt sich gerade so wie Spross I und besitzt ferner einen Seitenspross, der zur weiblichen Inflorescenz wird, WI_1, mit dem Vorblatte bl_1, sein Deckblatt ist das zum Involucrum verwachsende, an seiner Mediane mit t bezeichnete Blatt. Die Achse WI_1, d. h. die Hauptachse der weiblichen Inflorescenz, verzweigt sich in einer mit der Verzweigungsebene von I gekreuzten Ebene und producirt die Achse WI_2, an welcher als Seitenspross die Achse des weiblichen Aehrchens, W steht.

Auf höher gelegten Querschnitten, wie Fig. 44 und 45, ist das Vorblatt der weiblichen Inflorescenz nicht mehr zu sehen, wohl aber die glumae und paleae derselben, deren Medianebene, weil das Aehrchen eine Achse dritter Ordnung ist, mit der des Involucrums wieder

zusammenfallen. Ein durch die Basis eines an der Hauptachse der Pflanze axillar stehenden Verzweigungssystems gelegter Querschnitt zeigt die jeweils mit einer männlichen Inflorescenz abschliessenden aus einander entspringenden Seitenachsen in Zickzackordnung (Fig. 41 u. 42). Die Deckblätter derselben sind nur selten laubig ausgebildet, wie br_3 Fig. 43, der Anlage nach vorhanden aber waren sie in den untersuchten Fällen immer. Durch den Druck, welchem die Achsen und ihre, stets vorhandenen Vorblätter in dem vom Deckblatt des ersten Achselsprosses umschlossenen Raume, in den sie eingeschachtelt sind, ausgesetzt sind, ist insofern eine kleine Verschiebung eingetreten, als die breite Seite jedes Sprosses nicht s e i n e m Vorblatt, sondern dem seines Tochtersprosses zugekehrt ist; β in Fig. 41 ist z. B. das Vorblatt von b, γ das von c etc. Die mit einer männlichen Inflorescenz abschliessenden Sprosse stehen somit in „wickeliger Anordnung". Sie produciren aber jeweils noch einen, weiter oben stehenden, zur weiblichen Inflorescenz werdenden Tochterspross. In Fig. 30 ist derselbe mit ♀J bezeichnet, während J_3 der untere, später mit einer männlichen Inflorescenz abschliessende Seitenspross ist. Das Internodium zwischen ♀J und J_3 wird aber, wie schon erwähnt, später stark gestreckt.

Die Sprossverhältnisse sind durch die Einschachtelung der Sprosssysteme hier somit ziemlich complicirte. Dass die weibliche Inflorescenz nicht als zur männlichen Inflorescenz gehöriger unterster Seitenast, sondern als Inflorescenz aufzufassen ist, ergiebt sich, wie ich glaube, aus dem Gesagten als natürliche Folgerung, wie schon das Vorhandensein eines Vorblattes an der weiblichen Inflorescenz zeigt, während an den Inflorescenzästen der männlichen Inflorescenz etwas Derartiges nicht zu beobachten war. Erwähnt werden mag noch, dass auf dem Querschnitt durch ein Involucrum die verschiedenen von demselben umschlossenen Achsen sich schon durch ihre Textur auffallend unterscheiden. Die der weiblichen Inflorescenz angehörigen Achsen also, W, WI_1, WI_2 zeigen eine schwammige Beschaffenheit, in ihrem Innern verläuft nur ein Gefässbündel, die andern sind peripherisch angeordnet, finden sich aber nur auf dem der männlichen Inflorescenzachse zugewandten Theil, während auf der gegenüberliegenden Seite nur ein Streifen von Bastfasern unter der Epidermis sich findet. Der Bau der männlichen Inflorescenzachse

dagegen ist der gewöhnliche. Aehnliches wie das von den Achsen der weiblichen Inflorescenz eben Erwähnte findet sich auch bei anderen dorsiventralen Sprossen (so bei anderen Grasinflorescenzen, vgl. auch: Ueber die Verzw. dorsiventr. Sprosse p. 430).

Durch den Nachweis, dass das vom Involucrum umschlossene Gebilde eine weibliche Inflorescenz ist, ist bezüglich der Inflorescenzbildung zwischen Coix und Zea eine weitere Analogie dargethan. Wenn wir die einzelnen blühenden Achsen bei beiden, ohne Rücksicht auf ihre Abstammung betrachten, so zeigt sich, dass beide mit einer männlichen Inflorescenz abschliessen, an welcher die weiblichen Inflorescenzen als Seitensprosse entstehen, bei Coix in Einzahl, bei Zea, wenigstens der Anlage nach, in Mehrzahl. Auf die verschiedene Insertionshöhe der weiblichen Inflorescenzen von Coix und Zea braucht wohl kaum aufmerksam gemacht zu werden, bei Coix stehen die weiblichen Inflorescenzen unmittelbar unter den männlichen, so dass sie zu denselben als „weibliche Aehrchen“ gerechnet wurden, bei Zea folgen auf die Deckblätter der weiblichen Inflorescenzen zunächst einige sterile Laubblätter.

Die Sprossverkettung von Coix mag durch Fig. 40 schematisch veranschaulicht sein; dass bei Coix wie bei Zea die Getrennt-Geschlechtigkeit der Inflorescenzen hervorgegangen ist aus Inflorescenzen mit Zwitterblüthen, scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Zu demselben Resultate führt auch die Untersuchung der Blüthenentwickelung von Zea Mais, deren Inflorescenzgestaltung oben schon erwähnt wurde. Jeder der Seitensprosse an der Spindel der weiblichen Inflorescenz erzeugt einen, selten zwei Seitensprosse, zuweilen nahe an seinem Scheitel, so dass man dann scheinbar eine Dichotomie erhält, wie in dem von Schmalhausen abgebildeten Falle (a. a. O. Fig. 20) zuweilen auch deutlich seitlich. Die beiden Sprosse werden zu Aehrchen, die sich ganz ähnlich wie die von Coix entwickeln, d. h. eine End- und eine Seitenblüthe besitzen und stets zwitterig angelegt werden, wobei auch hier in der weiblichen Inflorescenz die Staubblätter erst anf einem Stadium verkümmern, in welchem die Antherenfächer deutlich sichtbar sind. Die Endblüthe der Aehrchen finde ich auch hier terminal an der Aerhchenachse, deren Ende oberhalb der Staubblattanlagen der männlichen Blüthen sogar noch ziemlich lange hervorragt, so dass eine seitliche

Anlage der Endblüthen hier ganz ausgeschlossen erscheint. Schon Wigand hat die Endständigkeit der oberen Blüthen im Zea-Aehrchen auf Grund der Entwickelungsgeschichte betont, ohne dass indess, wie es scheint, diese Thatsache bei den später über diese Frage aufgetretenen Diskussionen berücksichtigt worden wäre.

Eine interessante Erscheinung, welche die oben auf entwickelungsgeschichtlichem Wege gewonnene Auffassung der weiblichen Inflorescenz von Coix bestätigt, habe ich neuerdings an den männlichen Inflorescenzen derselben Pflanze beobachtet. Vergleicht man nämlich eine sehr grosse Zahl derselben, so lassen sich alle Mittelstufen von einer wohlausgebildeten, mit Aehrchen dicht besetzten Inflorescenz bis zu solchen finden, die in ihrer Configuration vollständig mit der vom Involucrum umschlossenen weiblichen Inflorescenz übereinstimmen. Solche Stufen sind: dass die Hauptachse der Inflorescenz noch verzweigt ist und Aehrchen trägt, die unterste Seitenachse aber nur ein Aehrchen bildet, während ihr Ende nur verkümmerte Aehrchen trägt.

Bei anderen Inflorescenzen nimmt die Zahl der Seitenzweige immer mehr ab, bis sie vollständig verkümmern oder in mehr oder weniger rudimentärer Form noch Seitenährchen an der Hauptachse sitzen.

Der extremste Fall ist der, dass die männliche Inflorescenz genau so gestaltet ist, wie die weibliche, d. h. sie besteht dann aus einem einzigen männlichen Aehrchen, auf welchem zwei, annähernd gleich grosse Borsten stehen, welche etwas kürzer als das Aehrchen sind, und mit ihm scheinbar auf gleicher Höhe entspringen. Diese beiden Borsten sind, wie nicht näher dargethan zu werden braucht, die Hauptachse der männlichen Inflorescenz, an der aber alle Seitensprosse mit Ausnahme der untersten verkümmert sind, und dieser unterste Zweig stellt die zweite Borste dar, er trägt ein Aehrchen dicht an seinem Grunde. Die beiden Borsten enteprechen also den in den Figuren mit WI_1 und WI_2 bezeichneten Gebilden der weiblichen Inflorescenz. Wäre eine solche reducirte männliche Inflorescenz mit einem Involucrum umgeben, so wäre sie von der weiblichen eben nur durch das Verkümmern des Carpells zu unterscheiden.

Es treten derartige reducirte Formen als Achsen höherer Ordnung gegen das Ende der Vegetationsperiode auf, sie sind von besonderem Interesse deshalb, weil sie zeigen, wie durch blosse Ernährungsänderung aus dem reich ausgestatteten Sprosssystem der männlichen Inflorescenz ein Gebilde entstehen kann, wie wir es in der weiblichen constant vor uns haben. Mit der Aehnlichkeit der Wirkungen aber dürfen wir auf eine Aehnlichkeit der Ursachen schliessen, und annehmen, dass die weibliche Inflorescenz unter Umständen noch jetzt sich wie eine normale männliche entwickeln kann.

An Coix schliessen wir ein anderes Gras mit Involucralbildung eigenthümlicher Art an:

13. Cornucopiae cucullatum

Dies Gras zeichnet sich dadurch aus, dass in einer becherförmigen grünen Hülle, die am Rande gezackt ist, ein Büschel von Aehrchen eingeschlossen ist. Ausser der endständigen Inflorescenz finden sich am Stämmchen noch eine Anzahl von Axillar-Inflorescenzen, denen die End-Inflorescenz in ihrer Entwickelung vorauseilt, ebenso ist innerhalb der letzteren selbst das terminale Aehrchen das geförderte. Das becherförmige Involucrum von Cornucopiae unterscheidet sich von dem von Coix durch seine nicht steinige, sondern häutige Consistenz. Es ist aber wie jenes ein eigenartig entwickeltes Deckblatt und zwar das des untersten Inflorescenzzweiges (Inv. Fig. 64). Die Inflorescenzachse ist zweizeilig dorsiventral verzweigt. Das Deckblatt des untersten Inflorescenzzweiges wird als ein stengelumfassender Ringwall angelegt, der aber erst, nachdem die Aehrchen angelegt sind, zum Involucrum heranwächst, wahrscheinlich durch intercalares Wachsthum seiner Basalregion. Später erscheint er, wie erwähnt, als geschlossene, grüne becherförmige Hülle. Die sämmtlichen Internodien der Inflorescenzachse verlängern sich nur sehr wenig und so bleibt hier die Inflorescenz grösstentheils in das Involucrum eingeschlossen, wie die weibliche von Coix. Denkt man sich bei Cornucopiae das Deckblatt der auf die Terminal-Inflorescenz folgenden seitlichen statt des Deckblattes des untersten Seitenzweiges der ersteren zum Involucrum ausge-

bildet, so wäre (— abgesehen von den Blüthenverhältnissen etc. —) die Uebereinstimmung mit Coix eine vollständige.

Die Aehrchen von Cornucopiae sind einblüthig, die Blüthen an der Aehrchenachse terminal. Sie besitzen drei Hüllblätter: zwei glumae und eine palea. Letztere ist eigenthümlich ausgebildet: sie greift im Jugendzustande kragenförmig um die ganze Blüthe herum, und zeigt an einer Seite eine Einkerbung, so dass es in manchen Fällen den Anschein gewinnt, als lägen hier zwei mit einander verwachsene, mit den glumis gekreuzte paleae vor, eine Anschauung, die jedoch mit der Entwickelungsgeschichte (Fig. 64) nicht wohl in Einklang zu bringen ist. — Es ist wohl anzunehmen, dass die reifen Früchte im Involucrum eingeschlossen bleiben und in demselben zur Aussaat gelangen. Es sprossen, da in einem Involucrum immer eine Mehrzahl von Samen vorhanden sind, dann auch eine Mehrzahl von Keimpflänzchen aus demselben hervor. — Dass das Involucrum hier hauptsächlich zum Schutze der Samen bestimmt ist, geht schon daraus hervor, dass die kleine Inflorescenz zur Blüthezeit (wenigstens bei den von mir cultivirten Topfexemplaren) noch von der Scheide des obersten zunächst stehenden Laubblattes theilweise umhüllt ist. Das Involucrum ist zur Zeit, wo sämmtliche Blüthen der Inflorescenz schon angelegt sind, noch recht kurz und wächst dann erst später heran, während der Schutz der Inflorescenz zunächst übernommen wird von der scheidig-erweiterten Basis des nächststehenden Laubblattes.

Dass es unvollkommener organisirt ist, als das von Coix und Cenchrus, geht aus dem Gesagten hervor. Das der letzteren Pflanze dient zugleich als Aussäe-Hilfsmittel. Das glatte Involucrum von Cornucopiae ist dazu nicht tauglich, vielleicht wird aber der Zweck hier dadurch erreicht, dass das Achsengewebe unterhalb des Involucrums häufig eine schwammige Textur zeigt, bricht nun bei der Fruchtreife das ganze Gebilde, d. h. die kleine vom Involucrum umschlossene Inflorescenz und ihr schwammiger Stiel ab, so werden sie durch den Wind immerhin unschwer verbreitet werden können. Ob diese Hypothese zutrifft, das wird wohl ausserhalb des Heimathlandes dieses kleinen interessanten Grases kaum entschieden werden können. — Cornucopiae gehört zu den ausgeprägt protogynen Gräsern, wie z. B. Anthoxanthum.

Ein Ueberblick über die geschilderten Gramineenformen ergiebt, dass die Entwickelungsgeschichte auch scheinbar sehr abweichende Formen, wie Coix, Cenchrus, Anthephora u. a. auf Modifikationen der gewöhnlichen in diesem Verwandtschaftskreise herrschenden Formverhältnisse zurückzuführen erlaubt. Eine auffallende Erscheinung ist dabei das Vorkommen von Parallelbildungen in verschiedenen Gramineenabtheilungen. Wie die Vergleichung von Coix mit Cornucopiae zeigt, sind Involucra von (morphologisch) gleicher Natur unabhängig von einander in verschiedenen Formkreisen aufgetreten, eine Erscheinung, für die sich auch sonst zahlreiche Beispiele anführen liessen. Andererseits sind es wieder Organe der verschiedensten morphologischen Natur, welche dieselbe Funktion: Schutz der Aehrchen resp. der Früchte besitzen. In den meisten Fällen werden dazu die glumae und die palea inferior verwandt, die in vielen Fällen durch die Begrannung noch besonders ausgerüstet sind, die Grannen, ursprünglich, wie wir annehmen dürfen, nur als Schutzapparate ausgebildet, haben sich in einigen Fällen (Stipa etc.) auch noch besonderen Funktionen bei der Aussaat angepasst. Bei Anthephora zeigen die glumae dagegen die eigenartige Ausbildung, dass sie verhärten und verschiedenen Aehrchen angehörige Glumae zu einem eine Aehrchengruppe umhüllenden Involucrum zusammentreten. Die inneren Hüllblätter bleiben in diesem Falle, ebenso wie in den folgenden zart und dünn. Bei Setaria und Verwandten sind es eigenthümliche Achsenorgane, welche dieselbe Aufgabe, wie das Involucrum von Anthephora haben.

Wir konnten nachweisen, wie die aus modificirten Zweigen bestehende Borstenhülle zuerst nur als Schutzorgan, später aber auch, bei anderen Formen zugleich als Aussäeorgan auftritt, das seine höchste Ausbildung erreicht bei Cenchrus, wo seine Natur nur auf entwickelungsgeschichtlichem Wege noch enträthselt werden konnte.

In einfacherer Weise wird der Schutz der Früchte erreicht durch Modificirung von Blattgebilden der Inflorescenzachse selbst, wie bei Coix und Cornucopiae. Auch diese Involucra sind nur eine Fortentwickelung von auch sonst vorkommenden Gestaltsverhältnissen. Bei vielen Gräsern ist die Inflorescenz bis kurz vor dem Aufblühen in die erweiterte Blattscheide des unter ihr stehenden Laubblattes eingeschlossen. Einige haben aus dieser Blattscheide eine auch noch

zur Blüthezeit vorhandene Spatha gebildet, wie Lygeum Spartum. Die Spatha stimmt hier mit dem Involucrum von Coix insofern überein, als sie ebenfalls nichts anderes ist, als der Scheidentheil eines Laubblattes, dessen Spreitentheil verkümmert ist. Auch Coleanthus und Cornucopiae besitzen eine solche Spatha, die aber noch nicht so weit differenzirt ist und auf ihrer Spitze noch eine Spreite trägt, und Aehnliches gilt jedenfalls auch für andere Genera. Dass auch glumae und paleae (in phylogenetischem Sinne) modificirte Laubblätter darstellen, erscheint sehr wahrscheinlich, zumal wenn man das oben erwähnte schwankende Verhalten der Coix-Involucra berücksichtigt. Es wären dann die betreffenden Hüllblätter Laubblattanlagen, die auf einer sehr frühen Stufe der Entwickelung, vor Anlage des Spreitentheiles stehen geblieben sind.

Auch erscheint es mir eine durchaus zulässige Annahme, dass die glumae ursprünglich in ihrer Achsel axillare Sprossungen getragen haben[1]). In den meisten Fällen ist von diesen Axillarsprossen — seien es nun Blüthen oder Inflorescenzäste — allerdings nichts mehr zu sehen, allein Aehnliches kommt ja auch bei der Palea (Cynosurus, Anthoxanthum) vor, wo die Annahme, dass man es hier mit einem vollständigen Abort des Axillarsprosses zu thun habe, unabweisbar ist. Wie nun die Seitenblüthe von Anthoxantum in manchen Fällen noch als Höcker in der Achsel der betreffenden Palea erscheint, so nimmt man auch in der Achsel der Glumae zuweilen die Andeutungen von Axillarsprossungen wahr. So habe ich z. B. in der Achsel der beiden Glumae von Glyceria spectabilis deutlich je einen Höcker bemerkt, allerdings nur bei dem Terminal-Aehrchen (Fig. 66 Sp). Und bei den viviparen Aehrchen von Poa alpina[2]) findet man ebenfalls gelegentlich in der Achsel einer Glumea einen Laubspross auftreten (Fig. 54).

---

1) Vgl. Roeper, Zur Flora Mecklenburgs II. p. 40 ff.
2) Vgl. Bot. Zeitung 1880, p. 822.

III. Zur Kenntniss der Urticaceen-Inflorescenzen.

Eine vergleichende Untersuchung der Inflorescenzbildung der Urticaceen dürfte, nachdem die Unhaltbarkeit der früheren Auffassung derselben nachgewiesen ist[1]), derzeit zu den lohnendsten Aufgaben der speciellen Pflanzenmorphologie gehören. Im Folgenden sollen als Nachtrag zu dem früher Mitgetheilten einige der Formen von denen mir Material zu Gebote stand, geschildert werden.

1. Urtica urens.

Die Inflorescenz ist keine dorsiventrale, sondern eine einfach cymöse. Wie bei Urtica dioïca (a. a. O. p. 379) entstehen zwei Inflorescenzen aus einem gemeinsamen Primodium mit einem Laubtrieb in der Achsel eines Laubblattes. Der Gipfel der Inflorescenzachse wird zur Gipfelblüthe, rechts und links unterhalb derselben entsteht je eine Seitensprossung, die sich dichasisch verzweigt, die letzten Verzweigungen eines solchen Blüthenknäuels verzweigen sich in einen grösseren und einen kleineren Höcker, letzterer wird zur Blüthe, ersterer verzweigt sich weiter.

2. Urtica cannabina scheint nach dem sehr dürftigen mir vorgelegenen Material den Uebergang zu den dorsiventralen Urticaceen zu bilden, indem es sich, wie es scheint, bezüglich der Verzweigungsverhältnisse ähnlich verhält wie U. urens, die einzelnen Blüthenknäuel aber auf die Rückenseite der Inflorescenz inserirt sind.

3. Urtica canadensis verhält sich ähnlich wie U. dioïca, bietet aber einige interessante Abweichungen. Ebensowenig als bei Urtica dioïca finden sich hier „Dichasien mit Wickeltendenz", die Inflorescenzachse ist kein Sympodium, sie besitzt vielmehr einen monopodial weiter wachsenden dicken, gewölbten Vegetationspunkt. Wie bei den Boragineen ist die Inflorescenzachse nach der Bauchseite hin concav gekrümmt, indess nicht so stark wie dort. Die Inflorescenzachse trägt auf ihrer Rückenseite zwei Reihen von Seitenästen, wie bei U. dioïca. Während bei der letzteren aber die Inflorescenzäste keine Brakteen besitzen (a. a. O. p. 381), sind diese bei U. canadensis entwickelt. Sie stehen auf den Flanken der Inflorescenz-

1) Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, p. 378 ff.

achse, wie bei den Boragineen und wie bei den letzteren stehen die Axillarsprosse dieser Brakteen nicht in deren Achsel, d. h. vor der Mitte, sondern oberhalb derselben. Die Brakteen der unteren Inflorescenzäste legen sich dabei über die Inflorescenz her und hüllen dieselbe ein. Die weitere Verzweigung dieser Inflorescenzäste ist die, dass an ihrer Basis, auf der dem Vegetationspunkt der Inflorescenzachse abgewendeten Seite eine Blattanlage auftritt (a, a Fig. 67). Dann sieht man durch eine vor der Mitte dieses Blattes verlaufende Furche den Seitenspross getrennt in einen kleineren und einen grösseren Höcker, von denen der erstere zum Ausgangspunkt eines cymösen Blüthenknäuels wird, während der letztere der weiter wachsende und weiter sich verzweigende Inflorescenzseitenzweig ist. Der aus dem kleineren, in Fig. 67 mit α bezeichneten Höcker hervorgegangene Blüthenknäuel erscheint später dann ganz von dem Inflorescenzzweig β getrennt und steht scheinbar für sich allein auf der Hauptachse der Inflorescenz. Es ist die Bildung dieses Sprosses, der am Grund von den Inflorescenzzweigen auftritt, indess nur dadurch von der der späteren verschieden, dass dieser erste Seitenspross die Mitte des Inflorescenzseitenzweiges einnimmt, während die folgenden seitlich inserirt sind. Weiter oben an der Inflorescenzachse tritt ein ganz ähnlicher Vorgang, wie bei Urtica dioïca, ein, d. h. der oberhalb einer der flankenständigen Bracteen entstandene Höcker theilt sich in zwei Primodien, von denen das gegen den Vegetationspunkt der Endachse zu gelegene zur „Primanblüthe" wird, während das andere (α Fig. 67 entsprechende) durch weitere Verzweigung einen Blüthenknäuel erzeugt. Dann ist aber die Stellung des Blattes a eine andere, es steht nicht in der Mitte zwischen den beiden Anlagen (der Primanblüthe und der Anlage eines cymösen Blüthenknäuels), sondern dieser letztere steht in der Achsel des Deckblattes a. Schliesslich werden sich wohl alle Inflorescenztypen der Urticaceen insofern auf einen gemeinsamen Typus zurückführen lassen, als es sich dabei entweder um einfache Blüthenknäuel, wie U. urens oder um auf einem dorsiventralen Verzweigungssystem inserirte Partialinflorescenzen handelt. Dies trifft zu auch für Urera und Morus.

4. Urera caracasana zeichnet sich durch die starke Einkrümmung ihrer Inflorescenzäste aus, die Verzweigung ist auch hier

eine streng dorsiventrale. Weniger gilt dies von Morus, wo zwar die Blüthenknäuel ursprünglich ebenfalls der Rückenseite genähert sind, aber auch die Flanken okkupiren. Die Inflorescenzachse ist hier sehr dick und breit, sie trägt eine Anzahl von Blüthenknäueln, eine einfache Cyme, wie Eichler annimmt (Blüthendiagramm II. p. 58), liegt hier aber gewiss nicht vor, sondern ein an der Inflorescenzachse stehender Cymenkomplex.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Junge Inflorescenz von Alopecurus ruthenicus.

Fig. 2. Seitenährchen,

Fig. 3. Endährchen von Lolium temulentum. Br Deckblatt, gl i untere gl s obere Glumae, pi_1 pi_2 die paleae inferiores von Seitenblüthen.

Fig. 4—6. Hordeum distichum.

Fig. 4. Aehrchen in Seitenansicht, gl Gluma, p Palea, Ax Ende der Aehrchenachse.

Fig. 5. Diagramm eines Aehrchens, Bl Blüthe, s, s, die beiden Seitenährchen in der Achsel von br_1 und br_2.

Fig. 6. Ein älteres Aehrchen von der Rückenseite; die Staubblätter (st) sind angelegt.

Fig. 7—12. Setaria italica.

Fig. 7. Junge Inflorescenz mit spiralig gestellten Seitenästen.

Fig. 8. Ein Seitenast weiter entwickelt. Die Hauptachse (Ax) desselben wird zum Aehrchen, die zweizellig verzweigten Seitenachsen zu Borsten.

Fig. 9. Ein weiter entwickeltes Sprosssystem mit Aehrchen- und Borsten-Anlagen von der Bauchseite.

Fig. 10. Ein ähnliches von der Flanke, Bl Blüthenanlage.

Fig. 11. Junges Aehrchen von der Seite, das Achsenende (Ax) erscheint bei Seite geschoben.

Fig. 12. Aelteres Aehrchen nach Anlegung der Staubblätter.

Fig. 13. Phalaris arundinacea; junges Aehrchen. Es besitzt vier glumae (wovon die beiden oberen = paleae inferiores von verkümmerten Seitenblüthen). Die Blüthe (Bl) wird auf dem Achsenende selbst angelegt, ist aber trotzdem nicht ganz terminal.

Fig. 14. Junge Inflorescenz von Chloris radiata. In Mitte der radiär gestellten Inflorescenzzweige ist das verkümmernde Ende der Hauptachse der Inflorescenz sichtbar als halbkugelig gewölbter Höcker.

Fig. 15. Paspalum stoloniferum. Inflorescenzast von der Bauchseite, die Sprossungen desselben stehen ganz auf der einen Seite.

Fig. 16—18. Setaria viridis.

Fig. 16. Achse zweiter Ordnung mit ihrem Borstensprosssystem von der Bauchseite.

Fig. 17. Dasselbe von der Rückenseite.

Fig. 18. Schema des Stellungsverhältnisses.

Fig. 19—21. Pennisetum verticillatum. Aehrchen mit Borsten-Involucrum verschiedenen Alters, Entwickelung nach der Reihenfolge der Figuren.

Fig. 22—29. Cenchrus echinatus.

Fig. 22. Junge Inflorescenz von den Flanken, die Inflorescenzzweige sind radiär gesteilt.

Fig. 23. Aehrchenachse mit Involucral-Bildung von der Seite, an der Aehrchenachse steht rechts und links je ein Seitenspross, der je zwei Achsen vierter Ordnung producirt hat, die beiden auf der Bauchseite (links in der Figur stehenden) stossen zusammen, wie dies in der Vorderansicht (von der Bauchseite) in Fig. 25 hervortritt.

Fig. 24. Ein etwas älteres Sprosssystem, w die wallartige Erhebung, welche die beiden Achsen vierter Ordnung 3a und 3b hinter der Achse 5, deren Seitenzweige sie sind, vereinigt. Die Bezeichnung 3a müsste an dem Höcker rechts von 2 stehen.

Fig. 26. Ein weiter entwickeltes Sprosssystem, in welchem auch die Achse 2 (Fig. 24) zum Aehrchen wird.

Fig. 27 und 28. Aeltere Aehrchenachsen mit Involucralbildung.

Fig. 29. Querschnitt durch ein Aehrchen mit Involucrum (Inv) f. n. die verkümmernde resp. männlich werdende Seitenblüthe.

Fig. 30—45. Coix Lacrymae.

Fig. 30. Junge Inflorescenz, frei präparirt. I_3 axillarer Seitenspross, der später mit einer männlichen Inflorescenz endigt, ♀ I weibliche Inflorescenz, ♂ männliche Inflorescenz, Inv Involucrum (Deckblatt der weiblichen Inflorescenz.

Fig. 31. Aeltere männliche Inflorescenz mit axillarer weiblicher.

Fig. 32. Junges männliches Aehrchen mit den beiden glumae, gl. i. und gl. s, der palea inferior (p. i.) der Seitenblüthe (fl. n.) und der palea inferior der Endblüthe.

Fig. 33. Querschnitt durch ein männliches Aehrchen, die Staubblätter durch den Schnitt etwas verschoben.

Fig. 34. Eine schwächliche weibliche Inflorescenz frei präparirt von der Seite. v Vorblatt derselben, i Deckblatt des (hier nicht zur Entwickelung resp. Anlage langenden) Seitensprosses, der nur durch einen schwachen Höcker angedeutet ist. B Anlage des weiblichen Aehrchens, welches die Hauptachse (A) der Inflorescenz zur Seite gedrängt hat.

Fig. 35. Eine ältere und kräftiger entwickelte weibliche Inflorescenz aus dem Involucrum frei präparirt, in Fig. 36 von der entgegengesetzten Seite gesehen. Das Aehrchen steht hier als Achse dritter Ordnung an der weiblichen Inflorescenz, d. h. es ist Seitenspross der Seitenachse WI_2, welche ausserdem auch eine Aehr-

chenanlage (W_1) auf der W entgegengesetzten Seite bildet, die aber verkümmert, ebenso wie die oberhalb WI_1 an der Inflorescenzachse angelegten Seitensprosse.

Fig. 37. Eine ältere weibliche Inflorescenz, das Aehrchen ist Achse zweiter Ordnung an der Achse der weiblichen Inflorescenz.

Fig. 38. Jüngere, kräftige weibliche Inflorescenz aus dem Involucrum frei präparirt. v das zweispitzige Vorblatt derselben, i das Deckblatt des nicht zur Entwickelung gelangenden Seitensprosses. Bl. Seitenast, der zum Aehrchen wird oder an dem als Seitenspross das Aehrchen steht. Ax Stelle der abgeschnittenen Achse der männlichen Inflorescenz.

Fig. 39. Schema der Stellungsverhältnisse im Querschnitt. A Hauptachse der Pflanze, welche zwei Seitensprosse I und II producirt hat, mit den den Abstammungsachsen zugekehrten Vorblättern v_I und v_{II}. Die weitere Verzweigung von II ist nicht berücksichtigt. I endigt mit einer männlichen Inflorescenz und trägt auf der II entgegengesetzten Seite die Hauptachse der weiblichen Inflorescenz (WI_1), deren Vorblatt v_{WI_1} der Achse I angedrückt ist, deren Deckblatt Inv sich zum Involucrum gestaltet. Sie ist ihrerseits verzweigt und zwar sitzt an der Seitenachse WI_2 als Seitenachse die Aehrchenachse (W) der weiblichen Inflorescenz.

Fig. 40. Schema für die Sprossverkettung. Die Sprosse a, b, c, d, e endigen mit männlichen Inflorescenzen und haben als zweiten Axillarspross je eine weibliche Inflorescenz (w), deren Involucrum angedeutet ist.

Fig. 41. Querschnitt durch die Basis eines Verzweigungssystems. Hauptachse A, Br Deckblatt, β Vorblatt des Seitensprosses b. Die Deckblätter der weiteren Sprosse sind nicht sichtbar, ihre Vorblätter mit den zugehörigen griechischen Buchstaben bezeichnet.

Fig. 42. Querschnitt durch ein Sprosssystem, in welchem auch die zu Seitenspross 3 gehörige Braktee laubig entwickelt ist, H Hauptachse, 2—6 Seitenachsen.

Fig. 43. Weiter oben durch ein Sprosssystem geführter Querschnitt, der eine weibliche Inflorescenz getroffen hat, die Seitenspross der Achse I ist, das Involucrum derselben ist mit t bezeichnet, WI_1, WI_2, W wie in Fig 39. Rechts in der Mitte zwischen dem Involuceum der weiblichen Inflorescenz und dem Vorblatt v_{II} der Achse I ist ein Durchschnitt durch zwei glumae eines Aehrchens der männlichen Inflorescenz.

Fig. 44 und 45. Querschnitte durch das Involucrum und den darin enthaltenen Sprosskomplex. Ax Achse, an der die weibliche Inflorescenz als Seitenspross steht, A Staubblätter, N Insertion der Narben; in Fig. 45 ist die Seitenblüthe in der Achsel der dritten „gluma“ sichtbar.

Fig. 46—53. Anthephora elegans.

Fig. 46. Längsschnitt durch ein Aehrchen. gl. i. glumae inferior (Involucral-Arm), p. i. fl. n. palea inferior des flos neuter.

Fig. 47. Seitenast der Inflorescenz von der Rückenseite, Fig. 48 von der einen, Fig. 49 von der anderen Flanke. Die Achse 1 hat die Achsen 2 und 3, diese ihrerseits die Achsen a und b producirt, die Achsen 2, 3, a, b werden zu Aehrchen, bei a in Fig. 49 ist bereits die Anlage der unteren gluma sichtbar. br ist das Deckblatt der Achse I.

Fig. 50 und 51. Aeltere Aehrchencomplexe, Fig. 50 von der Rücken-, Fig. 51 von der Bauchseite.

Fig. 52. Schema des Stellungsverhältnisses.

Fig. 53. Fertiges (aus vier verwachsenen Glumae bestehendes) Involucrum.

Fig. 54. Vivipares Aehrchen von Poa alpina. In der Achsel der einen gluma (links) hat sich ein Seitenspross entwickelt. Die Aehrchenachse (A) wächst als Laubspross weiter, die Blattanlage bl wird nicht zur Palea inferior einer Seitenblüthe, sondern zu einem Laubblatt (vgl. Bot. Zeit. 1880 p. 822, 823).

Fig. 55 und 56. Anthoxantum odoratum. Jüngeres und älteres Aehrchen.

Fig. 57. Querschnitt durch ein Aehrchen von Hierochloa australis.

Fig. 58 und 59. Lepturus cylindricus. Aehrchenentwickelung.

Fig. 60—63. Coleanthus subtilis (nach aufgeweichtem Herbarmaterial).

Fig. 64. Cornucopiae cucullatum. Hauptachse einer jungen Pflanze. Sie endigt mit einer Inflorescenz (Inv Anlage des Involucrums derselben) besitzt aber eine Anzahl ebenfalls zu Inflorescenzen werdender Seitensprosse (SS).

Fig. 65. Schema der Symmetrieverhältnisse in der Inflorescenz von Poa annua.

Fig. 66. Endährchen von Glyceria spectabilis: in den Achseln der glumae Anlagen von Seitensprossen.

Fig. 67 und 68. Urtica canadensis, Inflorescenz von oben (Fig. 67) und unten (Fig. 68), v Vegetationspunkt der Inflorescenzhauptachse.

Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems.

Von

Dr. M. Westermaier.

Docent in Berlin.

Mit Tafel V — VII.

Einleitung.

In vorliegender Arbeit versuche ich, für ein kleines Gebiet der Gewebelehre, für eine begrenzte Gruppe grossentheils bekannter anatomischer Verhältnisse den physiologischen Hintergrund zu ermitteln. Ueberall, wo dieses wirklich gelingt, da gewinnt die an sich todte Anatomie Leben.

Ein grosses Gebiet steht in dieser Hinsicht immer noch der botanischen Forschung offen. Denn fassen wir das gesammte Material unserer anatomischen Kenntnisse zu einem grossen Bilde zusammen, so ist dasselbe für den tiefer gehenden Beobachter in manchen Partieen verworren und unverständlich. Nur an jenen Stellen, wo eine klare Einsicht in die Funktion der Elementarorgane und Gewebesysteme den anatomischen Bau durchleuchtet, befriedigt unser Bild den Beobachter. Mögen auch gewisse Strukturen nach ihrer Form und vielleicht sogar entwickelungsgeschichtlich klar vor unserem Auge liegen, so lange nicht die Brücke zwischen Bau und Funktion geschlagen ist, können solche Stellen unseres Gemäldes den Beobachter nicht durch ihre Klarheit fesseln, wohl aber durch ihre Unklarheit anregen.

Eine eingehendere Beschäftigung mit einer dieser unklaren Stellen bietet den Gegenstand dieser Untersuchung[1]).

Eine erschöpfende physiologisch-anatomische Behandlung des Hautgewebesystems bin ich nicht im Stande zu liefern; ob ich in wesentlichen Punkten dazu beigetragen habe, wird die Zukunft zeigen. Den verhältnissmässig wenigen gelungenen Versuchen müssen sich vor Allem noch weitere ähnliche Beobachtungen anschliessen, um die Uebertragung der in Kap. III gezogenen Schlüsse auf die Allgemeinheit als berechtigt zu erweisen. In unangenehmer Weise macht sich ferner im vierten Kapitel die Unvollständigkeit unserer Kenntnisse geltend, obwohl ich eine gewisse Ordnung des Materials vorzunehmen versucht habe.

I. Kapitel.

Orientirung über den Stand unserer Kenntnisse in Beziehung auf Bau und Funktion des Hautgewebesystems, insbesondere des epidermalen Wassergewebes. Neue Fragestellung; Untersuchungsmethode.

Wir wissen, wozu den Pflanzen die Cuticula nothwendig ist, welche als continuirliches Häutchen die Epidermiszellen bedeckt. Ihre physiologische Bedeutung liegt anerkanntermassen darin, dass sie in Folge ihrer geringen Permeabilität für Wasser den Flüssigkeitsverlust, der durch Verdunstung herbeigeführt wird, einschränkt, analog der Funktion des Korkes an älteren Organen.

Geht man aber in der physiologischen Deutung des Hautgewebesystems um einen Schritt weiter, so befinden wir uns schon im Gebiete der Vermuthungen oder Wahrscheinlichkeiten.

Für's Erste stehen wir nämlich vor der längst bekannten anatomischen Erscheinung, dass an Blättern und grünen Stammorganen ganz allgemein eine oder mehrere wasserführende Zellschichten die übrigen Gewebe bedecken, besonders an der Oberseite erstgenannter

1) Eine vorläufige Mittheilung über die wesentlichen Ergebnisse dieser Untersuchung erschien in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften zu Berlin (XXXVIII, 1882).

Organe. Der anatomische Sprachgebrauch neigt sogar manchmal dazu hin, unter Epidermis im engsten Sinne immer eine oberflächliche wassererfüllte Zellschicht zu verstehen, während als Epidermis im weiteren Sinn die oberflächliche Zelllage mehrschichtiger Pflanzenkörper ohne Rücksicht auf den Zellinhalt bezeichnet wird, so lange eine solche vom Beginn der Gewebesonderung an vorhanden ist (de Bary, Vergl. Anat. p. 31).[1])

Aber nicht blos der wässerige meist farblose Zellsaft ist es, der diese oberflächlichen Schichten auszeichnet, sondern der Bau der Zellen selbst. Charakteristisch sind für dieselben nämlich dünne Radialwände und dicke Aussenwände. Wir begegnen ferner auf Flächenschnitten oft dem bekannten welligen Verlauf der Radialwände; in anderen Fällen springen dicke Leisten von der Aussenwand nach innen vor, indem die äusseren Theile der Radialwände stark verdickt sind (Aloë-Blatt); wiederum anderswo (Bromeliaceen, Coniferen, Orchideen) betheiligen sich mechanische Zellen an dem Bau des Hautgewebesystems.

Soll das pflanzliche Hautgewebe einer physiologisch-anatomischen Betrachtung unterzogen werden, so muss dies nach drei Richtungen hin geschehen.

Für's Erste kommt als wesentliches Merkmal des Hautgewebesystems in Betracht das Vorhandensein der Cuticula (einschliesslich der Cuticularschichten).

Das Hautsystem muss zweitens als ein wasserführendes Gewebesystem betrachtet werden; hiermit stehen einerseits der flüssige Inhalt der Epidermis und ihrer wasserführenden Verstärkungsschichten, andererseits die Dünnheit der Radialwände und noch eine Anzahl weniger verbreiteter Strukturverhältnisse im Zusammenhang.

Das pflanzliche Hautgewebe ist drittens in seiner Funktion als „Haut" oder Hülle schlechthin ins Auge zu fassen, d. h. als ein

---

1) Anmerkung. Wenn im Verlaufe dieser Abhandlung die Ausdrücke „mehrfache, mehrschichtige Epidermis", „mehrfaches oder mehrschichtiges Wassergewebe" gebraucht werden, so ist dabei von der Entwickelungsgeschichte ganz Abstand genommen. Letztere liegt meiner Aufgabe durchaus ferne, da hier in erster Linie die Funktion in Betracht kommt. Für die Funktion aber ist es absolut gleichgültig, ob ein mehrschichtiges Hautgewebe durch Theilung einer einfachen Epidermis oder unter Betheiligung von inneren Schichten zu Stande kommt.

Gewebe, welches innere und empfindlichere Organe gegen die Aussenwelt durch eine gewisse Derbheit und Steifigkeit seiner Struktur abschliesst. Unter diesen Gesichtspunkt fallen sowohl die Dicke der Aussenwand als eine Reihe oben erwähnter anatomischer Erscheinungen, welche sich, so zu sagen, auf den ersten Blick als Einrichtungen mechanischer Natur dokumentiren.

Während unsere Kenntnisse über die Funktion der Cuticula als befriedigend bezeichnet werden können, lässt sich dies nicht behaupten hinsichtlich der beiden anderen Seiten, welche das Hautgewebesystem der anatomisch-physiologischen Forschung darbietet. Ein Studium des Hautsystems nach den beiden anderen Richtungen hin ist nun Gegenstand dieser Untersuchung.

Zunächst ist es angezeigt, vom gegenwärtigen Stand unseres Wissens über das epidermale wasserführende Gewebe Notiz zu nehmen.

Die Schlüsse, welche von Pfitzer[1]) insbesondere aus dem Studium der Standortsverhältnisse gezogen wurden, können trotz der Wichtigkeit dieser Beziehungen als hinreichend nicht erachtet werden, um als Beweise für eine bestimmte Funktion zu gelten. Dies geht aus Folgendem hervor.

Wäre in Bezug auf das so sehr durchforschte mechanische Gewebesystem bloss nachgewiesen, dass gewisse dickwandige Zellformen in jenen Organen, die der Biegungsfestigkeit bedürfen, peripherisch gelagert sind, dagegen in den auf Zug beanspruchten Organen dem Centrum genähert liegen, so könnte man sich damit nicht ein für allemal zufrieden geben; eine solche Theorie wäre immer noch der mächtigsten Stütze bedürftig, des von Schwendener zugleich erbrachten exakten Beweises nämlich, dass die von mechanischen Gesichtspunkten aus so rationell vertheilten Zellen auch in der That mechanisch leistungsfähige Elemente sind, indem sie ein ausserordentlich hohes Tragvermögen besitzen.

Es gehört also zu einer begründeten Lehre von der Funktion eines Gewebesystems der Nachweis, dass der anatomische Bau dieses Systems zu der behaupteten Funktion vorzüglich geeignet sei; je genauer Funktionsfähigkeit und Spiel des betreffenden Apparates

1) Pringsheims Jahrb. Bd. VIII.

konstatirt werden können, desto leichter wird sich eine tiefer gehende Einsicht in die Funktion desselben ableiten lassen. Das Studium der Standortsverhältnisse im Zusammenhalt mit der Anatomie wird und muss dann die auf möglichst direktem Wege gewonnenen Sätze bestätigen und gewissermassen illustriren. So instruktiv somit die Folgerungen aus biologischen Verhältnissen sind, sie dürfen doch nicht schon als endgiltige Beweise für eine bestimmte Funktion aufgefasst werden; sie sind vielmehr höchst werthvolle Winke, in welcher Richtung die Funktion zu suchen ist; diese Winke können namentlich zu neuer Fragestellung Anlass geben und so eventuell zum direkten Nachweis einer bereits wahrscheinlich gemachten Funktion hinführen.

Pfitzer's unstreitiges Verdienst um die Förderung unserer Kenntnisse über die Funktion des in Rede stehenden Gewebesystems (epid. Wassergewebe) glaube ich in folgenden Worten in der richtigen Weise zu würdigen.

Die von diesem Forscher ausgesprochene Idee, dass der Besitz starker wasserführender epidermaler Schichten hauptsächlich zur Speicherung von Wasservorräthen für den Nothfall diene, wird von ihm durch den Hinweis darauf begründet, dass die betreffenden Pflanzen vorzugsweise tropische Felsbewohner und Epiphyten seien, somit unter Verhältnissen leben, welche ein schnelles Abfliessen des Wassers von dem abschüssigen Standort mit sich bringen und so nur eine zeitweilige Aufnahme von Flüssigkeit durch die Wurzeln gestatten. Mit obiger Idee im Einklang steht ferner die von diesem Autor geäusserte Ansicht, dass das innere Wassergewebe bei Mesembryanthemum, Aloë und ähnlichen Pflanzen im Allgemeinen physiologisch gleichwerthig sei mit den starken epidermalen Wassergeweben. Ausserdem wird in jener Abhandlung auf die interessante Thatsache hingewiesen, dass gerade solche Bromeliaceen, welche andere Vorrichtungen zur Wassererwerbung besitzen, schwächere epidermale Schichten besitzen.

Neben dieser Hauptfunktion werden von Pfitzer gelegentlich hereingezogen Vermehrung der Festigkeit der Blätter (p. 63), Schutz des Chlorophylls gegen zu intensives Licht (ebenda), Abhaltung schädlicher Wärmestrahlen (p. 70), wobei die Thatsache, dass ein Wärme absorbirender Schirm den bedeckten Gegenstand nicht blos

vor übermässiger Erwärmung, sondern auch umgekehrt vor starker Erkältung schützt, unberücksichtigt blieb.

Ich nehme nun Pfitzer's erstgenannte Idee von der Wasserversorgung auf, verlange aber ausser dem Fingerzeig, den die Natur durch jene biologischen Verhältnisse giebt, eine experimentelle Begründung dieser Funktion.

Die übrigen Fragen, ob und wie weit die anderen oben erwähnten Momente bei der physiologischen Deutung des epidermalen Wassergewebes in Betracht kommen, müssen gleichfalls auf dem Wege des Versuches entschieden werden. Sie mögen der Zukunft vorbehalten bleiben.

Neben der experimentellen Prüfung, ob die Funktion der Wasserversorgung wirklich in Betracht zu ziehen ist, habe ich mir im ersteren Theil meiner Arbeit die Aufgabe gestellt, nach der anatomischen Seite hin diejenigen Verhältnisse zu studiren und hervorzuheben, welche in sichtlichem Zusammenhange mit der Funktion des epidermalen Wassergewebes stehen.

So viel über die Behandlung und Förderung der Frage durch Pfitzer und über meine Stellung zu dem von ihm begründeten Stand unseres Wissens. —

Mit Recht bezeichnete auch neuestens Haberlandt in seinem anziehenden Werke über „die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe“ [1]) diejenige Funktion der Epidermis, welche sich durch den farblosen, wässerigen Zellinhalt verräth, als eine fragliche. Vermuthungsweise nur schreibt er den wassererfüllten Epidermiszellen eine optische Wirksamkeit zu. Doch liegen die bezüglichen Verhältnisse noch so unklar, dass diese Hypothese in der That „einer eingehenden Prüfung“ bedürftig ist. Bei stärker und überall ziemlich gleichmässig ausgebildeten Wassergeweben, wie z. B. bei Ficus elastica, Peperomia latifolia, wird wohl der Sachverhalt kaum anders aufzufassen sein, als dass man sich eine durch dünne Membranen (Radialwände und Tangentialwände) gefächerte Wassermasse über dem Assimilationssystem ausgebreitet denkt. —

Nun Einiges über meine Untersuchungsmethode.

---

1) Handbuch der Botanik von Schenk II. Bd. p. 579 (Encyclop. der Naturwissenschaften).

Die Erforschung der Gewebesysteme rücksichtlich ihrer Funktion erfolgt nach zwei verschiedenen Methoden; ja man kann sogar unter den Gewebesystemen vom methodologischen Standpunkt aus verschiedene Gruppen unterscheiden, erstens nämlich solche, deren Funktion in letzter Instanz aus den physikalischen Eigenschaften der betreffenden isolirten Zellkomplexe oder Gewebetheile zu erschliessen ist, zweitens solche Gewebesysteme, über deren Funktion uns nicht die Kenntniss ihrer physikalischen Eigenschaften endgiltig aufklärt, sondern die Verfolgung verschiedener Zustände, welche die betreffenden Gewebe im Leben durchlaufen; endlich giebt es drittens Gewebesysteme, bei deren Funktionsermittelung beide Methoden anzuwenden sind.

In die erste Kategorie gehört beispielsweise das mechanische Gewebesystem. Nach Isolirung der Skeletstränge selbst oder derjenigen Partie des Pflanzenkörpers, in welcher sie sich vorzugsweise befinden, liess sich mit erforderlicher Genauigkeit das Tragvermögen innerhalb der Elasticitätsgrenze sowie die specifische Ausdehnung jener Zellen bestimmen; unter Zuhülfenahme einiger Grundsätze der Mechanik und an der Hand der vergleichenden Anatomie konnte dann mit Sicherheit auf ihre Leistungen im Leben der Pflanze geschlossen werden. (Schwendener, Mech. Princip.)

Zu diesen Gewebesystemen gehören ferner die durch ihre relative Impermeabilität wirksamen Cuticulargebilde (Cuticula, Kork). Ihre physikalischen Eigenschaften sind wenigstens nach einer Seite hin gerade betreffs ihrer Undurchlässigkeit für Flüssigkeiten bekannt; die physiologische Bedeutung des Vorhandenseins dieser Gebilde ist ganz besonders aus dieser Kenntniss zu folgern.

Die beiden genannten Systeme gehören somit in diejenige Gruppe von Gewebesystemen, deren Leistungsfähigkeit in letzter Instanz auf dem Wege der direkten Prüfung ihrer physikalischen Eigenschaften festzustellen ist, welcher das ganz oder theilweise isolirte Gewebe unterworfen wird. Das Experiment am isolirten System ergiebt jene physikalischen Eigenschaften, die im Leben von entscheidender Bedeutung sind, und auf der festen Basis der Kenntniss dieser Eigenschaften konnte sich dann der Bau der Theorie von der Funktion erheben.

Gehen wir nun zu derjenigen Kategorie von Gewebesystemen

über, deren Funktion auf dem anderen (zweiten) Wege zu ermitteln ist. Hierzu gehört z. B. das Assimilationssystem sowie der Spaltöffnungsapparat und das epidermale Wassergewebe, soweit es als Wasserversorgungssystem fungirt.

Der meistens langsame Verlauf der in Rede stehenden Funktionen muss in verschiedenen Stadien am lebenden Pflanzenkörper beobachtet werden, wenn wir zur Kenntniss dieser Funktionen gelangen wollen. Die Beziehungen zu den anderen Geweben spielen hier eine Rolle, die absolut nicht ignorirt werden kann. Es braucht gar nicht weiter ausgeführt zu werden, dass ein isolirtes Schliesszellenpaar sich anders verhält, als derselbe Apparat im Zusammenhang mit den Epidermiszellen. Die von Schwendener 1881 publicirte Untersuchung über das Spiel des Spaltöffnungsapparates zeigt uns, dass es hierbei wesentlich auf Fixirung von verschiedenen Zuständen ankam, was durch die Messungen geschah; andererseits bekundete sich in derselben Untersuchung der hohe Werth der vergleichenden Anatomie.

Während also hier die Methode der Isolirung und darauffolgender Untersuchung der physikalischen Eigenschaften in Wegfall kommt, ist bei solchen Gewebesystemen der Einblick in ihre Funktion dadurch einigermassen ermöglicht, dass wir verschiedene Stadien während des Lebens durch die Beobachtung fixiren können, gleichwie uns die Einsicht in das Spiel irgend eines Apparates dadurch erleichtert ist, wenn dasselbe nicht zu schnell erfolgt und mit deutlichen Formveränderungen verknüpft ist. Die Combination hat alsdann jene beobachteten Zustände an einander zu reihen, um ein vollständiges Bild der Bewegung zu gewinnen. Wie schon erwähnt, kommt auch hier die vergleichende Anatomie der gewebephysiologischen Forschung in höchst erspriesslicher Weise zu Hülfe.

Zur dritten Kategorie von Gewebesystemen, vom methodologischen Standpunkt aus betrachtet, gehört beispielsweise das Collenchym. Ambronn (Pringsheim's Jahrb. 1881) hat uns in seiner Untersuchung über dieses Gewebesystem nicht blos die physikalischen Eigenschaften der isolirten Collenchymstränge kennen gelehrt, sondern zog ausserdem das Verhalten des Collenchyms in seinem Zusammenhang mit angrenzendem Gewebe in Betracht. —

Nachdem ich mich im Vorstehenden über die Untersuchungs-

methode ausgesprochen, soll im folgenden Kapitel in Kürze die Frage behandelt werden, welche Forderungen sich aus der Funktion eines epidermalen Wasserversorgungssystems für dessen anatomischen Bau ergeben. Wenn dann sowohl die Beobachtung gewisser Lebenszustände während eines Versuches als auch das vergleichend anatomische Studium jene Funktion hervortreten lassen, so wird sie sich eben hierdurch als eine wahre, richtig erkannte Funktion erweisen.

II. Kapitel.

Anforderungen an ein epidermales Gewebe, wenn dasselbe als Wasserversorgungssystem zu fungiren hat.

Wenn man in den epidermalen mit wässriger Flüssigkeit erfüllten Zellschichten ein Wasserversorgungssystem erblicken will, so ist es angezeigt, sich über die Anforderungen, denen ein solches System zu genügen hat, eine klare Vorstellung zu machen.

Dies soll im Folgenden versucht werden.

Ein Wasserversorgungssystem muss befähigt sein, einerseits zur Wasseraufnahme bei starker Flüssigkeitszufuhr, andererseits zu allmäliger Wasserabgabe bei eintretendem und steigendem Wassermangel; letzteres, die Abgabe nämlich, muss sichtlich zu Gunsten der übrigen Gewebe geschehen. Die direkten Folgen erheblichen Wasserverlustes müssen also vorzugsweise von den Elementen des Wasserreservoirs getragen werden, und bei neuer Flüssigkeitszufuhr muss wiederum Speicherung eintreten und jene Folgen des Verlustes müssen wieder ausgeglichen werden können. Dieser Vorgang ist auf zweierlei Weise denkbar. Ist das Wassergewebe durch seinen Bau (Dickwandigkeit, Aussteifungsleisten) nach Art der Gefässe gegen Collabiren geschützt, dann füllt es sich mit verdünnter Luft bei Wasserabgabe; ist es dünnwandig, dann collabirt es und vermindert sein Volumen, ohne Luft eintreten zu lassen.

Den Besitz dieser Fähigkeit zur abwechselnden Speicherung und Abgabe von Wasser kann man als die wichtigste Anforderung bezeichnen, welche an ein derartiges Gewebesystem zu stellen ist.

Entsprechend der Aufgabe, als Wasserversorgungssystem zu dienen, erscheint ferner die Forderung, dass ein Flüssigkeitsverkehr innerhalb der Elemente des Systems selbst mit Leichtigkeit stattfinde. Denn auf diese Weise kann eine möglichst gleichmässige Wirksamkeit zu Gunsten der übrigen (zu versorgenden) Gewebe entfaltet werden.

Die Funktion eines Wasserversorgungssystems verlangt ausserdem Förderung des Flüssigkeitsverkehrs zwischen seinen eigenen Elementen einerseits und den zu versorgenden Geweben andererseits, in erster Linie also Offenhaltung des Verkehrs mit dem unmittelbar angrenzenden Gewebesystem, dem Assimilationssystem.

Eine letzte, naheliegende Forderung an ein epidermales Wasserreservoir im Pflanzenkörper ist diejenige, dass ein solches System zu den vom Boden her das Wasser leitenden Elementen wenigstens bei höherer Gewebedifferenzirung in näherer Beziehung stehe.

Ich will nun durch das Experiment und durch das Studium des anatomischen Baues zu zeigen versuchen, dass im epidermalen Wassergewebe diese Anforderungen erfüllt sind.

Ein Prüfstein für die Richtigkeit der im Folgenden vertretenen Auffassung wird natürlich darin liegen, dass in ihrem Lichte nicht blos vereinzelte anatomische Thatsachen, sondern eine grössere Reihe von Strukturverhältnissen in ihrer physiologischen Bedeutung hervortreten.

Die im Folgenden getroffene Gliederung des Stoffes ergiebt sich bereits aus dem Gesagten als zweckentsprechend.

III. Kapitel.

Physiologische Begründung der Funktion des dünnwandigen epidermalen Gewebes als Wasserversorgungssystem. Besprechung jener Structurverhältnisse, welche zu dieser Funktion in nächster Beziehung stehen. — Biologisch-anatomische Thatsachen.

Das Vorhandensein einer gewissen Wassermenge im Pflanzenkörper gehört zu den wichtigsten Lebensbedingungen. Das Wasser wird aber dem Boden, überhaupt dem Substrat, an welches die

Landpflanzen gebunden sind, nicht in regelmässigen Zeitabständen zugeführt; der Wechsel von Wasserzufuhr und Wasserverbrauch ist im Gegentheil sowohl in den Tropen als in den gemässigten Klimaten vielfach ein ungeregelter, und trotzdem widerstehen die wildwachsenden Pflanzen im Allgemeinen glücklich der Gefahr, die ihnen in Folge des Verdunstungsverlustes bei lang ausbleibender Flüssigkeitszufuhr droht. So allbekannt diese Sätze sind, so gehört doch die unmittelbar sich anknüpfende Frage, ob es ein Gewebesystem giebt, das bei Bestehung jener Gefahren von hervorragender Bedeutung ist, und die weitere Frage, wie dieses System fungirt, zu denjenigen, die einer eingehenden Behandlung noch nicht unterzogen wurden. Es handelt sich nicht um Schutz gegen Verdunstung, den bekanntlich die Cuticula gewährt, sondern um ein System, fähig zur Speicherung und zur Lieferung von Wasservorräthen.

Die Antwort auf die erste der obigen Fragen scheint mir im Folgenden zu liegen.

Es ist eine an manchen Blättern leicht zu konstatirende, bisher wenig beachtete physiologische Thatsache, dass sich beim Welken derselben die Zellen des Wassergebes einerseits und die grünen Zellen, insbesonders die typischen Assimilationszellen andererseits ganz ungleich verhalten. Während nämlich z. B. bei einer Mohrrübe oder einer gewöhnlichen Wurzel die Folgen des Wasserverlustes beim Austrocknen ganz allmälig, d. h. ohne schroffen Gegensatz zwischen äusseren und inneren Zellen von aussen nach innen sich geltend machen, zeigt sich beim Austrocknen mancher Blätter ein deutlicher Gegensatz im Verhalten der oberflächlichen wasserführenden gegenüber den Assimilationszellen. Die grünen Zellen besitzen eine grössere Kraft, Wasser anzuziehen und fest zu halten.

Als erstes Beispiel diene ein allmälig austrocknendes (abgerenntes) Bromeliaceenblatt (Tillandsia nigra). Die Collabescenz, die deutliche Folge des Wasserverlustes, ergreift in hohem Grade die Zellen des Wassergewebes (Fig. 1, Taf. V). Man findet die epidermalen Wassergewebezellen stark collabirt, und die Erscheinung des Collapsus hört plötzlich an den grünen Zellen auf. Bestände kein Unterschied zwischen den beiderlei Zellen in Beziehung auf wasseranziehende

Kraft, so würden die dünnwandigen Zellen von aussen nach innen allmälig und ohne merklichen Unterschied die Spuren des Wasserverlustes zeigen. Dem ist aber nicht so; vielmehr macht sich der genannte Gegensatz geltend. Diese einfache physiologische Thatsache erscheint von entscheidender Bedeutung für die Funktion des epidermalen Wassergewebes.

Bei allmälig austrocknenden (abgetrennten) Blättern von Tradescantia discolor zeigen sich die ersten und stärksten Collabescenzerscheinungen im Allgemeinen in den am grünen Gewebe dicht anliegenden oder demselben ziemlich genäherten Wassergewebeschichten, während mehr nach aussen gelegene farblose Zellschichten noch wasserreich sind und erst später collabiren.

Besonders instruktiv ist die Verfolgung des Vorgangs, der sich öfter beim Austrocknen eines fingerförmigen Sedum-Blattes beobachten lässt. Dasselbe ist im Innern mit wasserführenden Zellen versehen.

Die grünen Zellen (unter der niedrigen Epidermis) zeigen in den betreffenden wasserarmen Zuständen in ihrer Gesammtheit noch keine Membranfaltungen, wenn die inneren chlorophyllarmen Wassergewebezellen schon collabirt sind. Der ungefähr elliptische Querschnitt eines solchen Blattes verändert sich in diesen Fällen derart, dass mitten auf der Blattoberseite eine einspringende Falte entsteht. Der äussere Umriss wird hierbei also herzförmig. An der Einfaltungslinie des Blattes werden wohl auch einige grüne Zellen collabiren müssen, was aber als Folge des im Innern stattfindenden grossen Wasserverlustes aufzufassen ist (Fig. 2 u. 3, Taf. V). Der Umfang vermindert sich zwar auch bedeutend; die grünen Zellen verlieren natürlich viel von ihrem Turgor. Doch liess sich, wie gesagt, ein allgemeiner Collapsus der grünen Zellen in radialer Richtung nicht beobachten in einem Zustand, in welchem das innere farblose Gewebe diese Erscheinung in deutlichster Weise zeigte.

Die Versuche, die ich mit lebenden Pflanzen anstellte, erstreckten sich auf eine Pflanze mit sehr stark entwickeltem „Hypoderm" (Peperomia latifolia), ferner auf eine solche mit mässig ausgebildetem Wassergewebe (Tradescantia discolor) und endlich auf Luzula maxima mit einschichtiger (hoher) Blattepidermis.

Gehen wir nun etwas näher auf einen dieser Versuche ein. Zu

den allgemeinsten anatomischen Eigenthümlichkeiten der wasserführenden epidermalen Zellen gehört die Dünnheit ihrer Radialwände. Diese Eigenschaft kommt nicht blos gewöhnlich den Zellen einer einfachen Epidermis zu, sondern auch im Allgemeinen jenen grossen farblosen Zellen, welche die mehrschichtigen Wassergewebe bei Piperaceen, Bromeliaceen, Ficus etc. zusammensetzen. Dieselbe ist, wie wir sehen werden, von der grössten Bedeutung für die Funktion dieses Gewebesystems.

Die Blätter von Peperomia latifolia besitzen an ihrer Oberseite ein sehr stark entwickeltes Wassergewebe. In unseren botanischen Gärten kultivirt man die Pflanze im Warmhaus, also in feuchter Atmosphäre. Trotzdem vermag sie lange Perioden von Wassermangel zu überstehen; ein Exemplar konnte ich z. B. drei bis vier Wochen unbegossen erhalten. Entscheidend dabei ist, dass gerade die epidermalen farblosen Schichten den Wasserverlust resp. die dadurch hervorgerufenene Volumenverminderung auf sich nehmen, indem sie in radialer Richtung zusammensinken. Bei endlich erfolgender Wasserzufuhr können sie sich dann wieder in den Zustand der Turgescenz versetzen.

Bei genügender Wasserversorgung sind also die dünnen radialen Zellwände des sogenannten Hypoderms unserer Pflanze gespannt und gerade gestreckt. Tritt Wassermangel ein und steigert sich die Noth allmälig, so beobachtet man auf Durchschnitten durch die Blätter eine starke wellige Verbiegung der Radialwände, welche sich schliesslich auf das ganze Wassergewebe erstreckt mit Ausnahme der kleinen peripherischen Zellen, welche etwas collenchymatischen Charakter besitzen. Querschnitte solcher Blätter zeigen die vielfache Faltung sowohl an den vom Beobachter im Profil gesehenen Wänden, indem statt einer gerade gestreckten Membran eine wellenlinig verbogene sich präsentirt, als auch an den von der Fläche gesehenen Wänden, welche die Falten in Gestalt zahlreicher Querlinien zur Anschauung bringen.

Das Maximum des Wasserverlustes, d. h. der stärkste Collapsus befindet sich nach mehreren Beobachtungen etwa in der Mitte des Wassergewebes, also zwischen seiner äusseren und inneren Grenzfläche. (Bei einer anderen Art, P. incana, ist die innerste Schicht der Wassergewebezellen auf den Radialseiten erheblich collenchyma-

tisch verdickt, jedoch, wie es scheint, nicht an allen Blättern. In diesem Fall erreicht wohl aus diesem Grunde das Collabiren seinen höchsten Grad nicht in der unmittelbaren Nähe des Assimilationsgewebes.)

Der geschilderte Zustand der Collabescenz erwies sich, wie schon erwähnt, nicht als irreparabel, sondern in einem oder wenigen Tagen saugt sich bei den Versuchen nach erfolgter Wasserzufuhr (Begiessen) das Gewebe wieder voll. Die Radialwände sind nun wieder gerade gestreckt durch den Druck des im Innenraum der Zellen enthaltenen Wassers. Dies Experiment konnte an demselben Individuum wiederholt werden.

Bei einem solchen Versuch mit Peperomia latifolia stellte sich über die Quantität des Wasserverlustes Folgendes heraus.

Die Mächtigkeit des Wassergewebes, also die Dicke der gesammten epidermalen Schichten, betrug nach überstandener Trockenheit 1 Millimeter; die grossen Hypodermzellen waren stark zusammengefallen. Die Pflanze wurde nun begossen; am Abend des folgenden Tages ergab die Untersuchung, dass dasselbe Blatt seine Wassergewebezellen gefüllt hatte, und jetzt betrug die Mächtigkeit des farblosen Gewebes $1\frac{1}{2}$ Millimeter. Die Dicke des übrigen Blattgewebes war nach wie vor etwa $\frac{1}{2}$ Millimeter. Somit hat das epidermale Wassergewebe in diesem Falle ein Volumen Wasser verloren und wieder aufgenommen, welches gleich ist dem Volumen des gesammten übrigen Blattgewebes, die lufterfüllten Intercellularräume auch noch voll Wasser gedacht.

Wenn nun das epidermale Wassergewebe in solcher Weise fähig ist, einen erlittenen Wasserverlust (im letzten Fall von so erheblicher Grösse) binnen Kurzem wieder auszugleichen, um unter ähnlichen Verhältnissen dasselbe Spiel zu wiederholen, so lässt sich von dem hier ausserordentlich stark ausgebildeten Wassergewebe mit Recht behaupten, es sei ein Wasserversorgungssystem bei eintretendem Wassermangel.

Das aufgespeicherte Wasser wird also, wenn die atmosphärischen Niederschläge spärlich geworden sind oder ganz aufgehört haben, verbraucht. „Verbrauch“ bedeutet in unserem Falle natürlich in erster Linie Verdunstungsverlust. Trägt nun ein System zu Gunsten anderer den unvermeidlichen Wasserverlust, der beim Fehlen des

ersteren die übrigen treffen würde, so versorgt jenes Gewebesystem das Organ mit dem zur Erhaltung des Lebens absolut nöthigen Wasser. Denn die Transpiration gehört zu den unvermeidlichen Lebensumständen und ein zeitweiliges Herabsinken der Wasserzufuhr liegt auch im Gefolge natürlicher Lebensverhältnisse.

Hielten alle dünnwandigen Gewebe das von der Verdunstung geforderte Wasser mit gleicher Kraft fest, so würde eben keines in vorwiegender Weise die Folgen des Verlustes auf sich nehmen, und in diesem Fall könnte von einem Wasserversorgungssystem in unserem Sinne nicht die Rede sein. Das System des epidermalen Wassergewebes übernimmt aber in sichtbarer Weise die Leistung des zur Lebensunterhaltung nothwendigen Tributs zu Gunsten des Ganzen. Dabei ist es irrelevant, ob das Wasser aus unserem Gewebesystem von solchen Geweben an sich gerissen wird, welche durch die Verdunstung Verluste erleiden, oder ob der Wasserdampf direkt aus den Zellen des Wassergewebes in kleinen Mengen durch die Cuticula nach aussen dringt, oder ob endlich derselbe in kleine im wasserführenden System selbst entstehende Intercellularkanäle eintritt, um von da sich durch andere luftführende Räume den Weg nach aussen zu bahnen.

Bei Ceratonia siliqua konnte ich weder beim Trockenhalten einer Topfpflanze noch beim Austrocknen abgetrennter Blätter mit Sicherheit jenen Zustand beobachten, in welchem die Epidermiszellen allein collabirt waren. Dies hat vielleicht darin seinen Grund, dass die Geschwindigkeit des Austrocknens ein bestimmtes Maass nicht überschreiten darf, wenn jener Unterschied in der wasseranziehenden Kraft der grünen Zellen einerseits und der Wassergewebezellen andererseits zur Geltung kommen soll.

Gewissermassen zur Kritik meiner obigen Schlussfolgerungen sei noch kurz Folgendes angeführt.

Es ist ganz selbstverständlich, dass man durch fortgesetzten Wassermangel den mit Wasser versehenen Zellen eines Gewebes Flüssigkeit entziehen kann und dieselben müssen naturnothwendig, wenn sie schwache Wände haben, der Abnahme ihres flüssigen Inhalts durch Zusammenfallen unter Membranfaltung Rechnung tragen. Daher ist das Ausschlaggebende bei unseren oben besprochenen Versuchen, dass sich ein deutlicher Gegensatz zwischen den epidermalen Wasser-

gewebezellen und den Assimilationszellen beobachten lässt, nicht allenfalls die Erscheinung der Collabescenz an sich.

Wichtig ist ferner, dass sich die Zellen des Wasserversorgungssystems bei erneuter Wasserzufuhr wieder füllten, welcher ganze Vorgang sich unter ähnlichen Verhältnissen wiederholt. Speciell bei dem stark entwickelten Wassergewebe der Peperomia latifolia ist noch von besonderem Interesse, dass in Folge des Vorhandenseins dieses Gewebes ein Wasserverlust ertragen werden konnte, der das gesammte übrige Blattgewebe ohne Zufuhr total ausgetrocknet hätte, wenn letzterem dasselbe Flüssigkeitsquantum wäre entzogen worden.

Mit Recht betrachtet man an einem abgeschnittenen Blatt, welches langsam austrocknet, das Zusammenfallen der oberflächlich gelegenen Zellen als einen Vorläufer des Todes, dagegen erwies sich dieselbe Erscheinung an der lebenden Pflanze nur als ein Anzeichen grossen Wassermangels. Denn wir sahen, dass das Leben der Pflanze ausser Gefahr ist, wenn das Bedürfniss nach Flüssigkeit noch rechtzeitig befriedigt wird.

Die Versuche ergaben somit für das epidermale Wassergewebe die Funktion, einerseits Flüssigkeit bei gebotener Gelegenheit in reichlichem Maasse zu speichern, andererseits durch hauptsächliche Uebernahme des Wasserverlustes die Folgen grosser Trockenheit von den bedeckten Geweben abzuwenden. Die schliesslich natürlich tödtlichen Folgen fortschreitender Wasserabgabe möglichst lange hinauszuschieben, ist zweifellos eine wichtige physiologische Leistung eines Gewebesystems.

Im Wesentlichen ergaben die Versuche mit den beiden anderen oben erwähnten lebenden Pflanzen, Tradescantia discolor und Luzula maxima ein analoges Resultat wie jener mit Peperomia latifolia. Bei Luzula maxima habe ich zu bemerken, dass sich die Spuren grosser Trockenheit auch durch Braunfärbung der Blattspitzen äusserten; dieses durch Gelb- oder Braunfärbung sich kundgebende Absterben der Blattspitzen beobachtet man auch an Exemplaren im Freien (Berl. Univers.-Garten).

Zwischen den beiden Extremen der Ausbildung des epidermalen Wassergewebes, einem mächtigen Hypoderm (Peperomia latifolia) und einer einfachen sehr niedrigen Epidermis, giebt es bekanntlich

alle nur wünschbaren Mittelstufen. Nicht nur in einer und derselben Familie (Piperaceen, Begoniaceen, Bromeliaceen) finden sich verschiedene Entwickelungsgrade des genannten Systems, sogar in der nämlichen Gattung kommen Abstufungen in seiner Ausbildung vor; das Blatt von Scirpus natalensis besitzt z. B. eine mehrschichtige, dasjenige von Scirpus Holoschoenus eine einfache farblose Epidermis.

Aus den obigen Versuchen wie aus der letzteren Thatsache ergiebt sich vielleicht die Berechtigung, für das epidermale Wassergewebe im Allgemeinen die Funktion eines Wasserversorgungssystems in Anspruch zu nehmen, sofern es zu dem blasebalg-ähnlichen Spiel durch dünne Radialwände überhaupt geeignet ist.

Betreffs der ringsum starkwandigen Epidermiszellen, wie sie da und dort vorkommen (Ilex aquifolium, Ruscus aculeatus Mohl: Vermischte Schriften Taf. X p. 267) mag Folgendes rein theoretisch bemerkt werden.

Ist die Wandung einer Zelle hinlänglich stark, um dem äusseren Luftdruck Widerstand zu leisten, so wird die Zelle bei hohem Wasserverlust nicht collabiren, sondern es tritt eine dem Turgor entgegengesetzte Spannung in der Zelle ein und es entsteht in ihr ein wasserleerer, luftverdünnter Raum, der auf seine Umgebung schwach wasserentziehend wirkt.

Man könnte die Frage aufwerfen, welchen Vortheil gerade die Dünnwandigkeit und die damit zusammenhängende Collabescenz bietet gegenüber einem ringsum starkwandigen Wassergewebe. Am nächsten liegt wohl bei Beantwortung derselben die Rücksichtnahme auf die Thatsache, dass bis jetzt nur höchst seltene Fälle bekannt sind, in welchem Luft in grösseren Mengen solche Zellen erfüllt, welche einen lebenden Plasmaschlauch besitzen. Der Umstand, dass sich die Zellen des Wassergewebes nicht blos wieder mit Wasser füllen, sondern ihren Primordialschlauch trotz der Collabescenz lebend erhalten, lässt sich also mit zartwandigen Elementen, die trotz des Collabirens immer nur Wasser und keine Luft enthalten, leichter vereinigen, als mit starkwandigen, die sich beim Wasserverlust theilweise mit Luft füllen würden. Ob in der dickwandigen Epidermis mancher Pflanzen im Leben wirklich zeitweise Luft in den Zellen enthalten ist, muss noch näher untersucht werden.

Wie verhält sich nun zu den oben mitgetheilten Beobachtungen über die Inanspruchnahme des epidermalen Wassergewebes und zu den daraus gezogenen Folgerungen die vergleichende Anatomie?

Das Ergebniss der vergleichend anatomischen Untersuchung wird, wie wir sehen werden, diese Folgerungen beleuchten und fester begründen. Theils noch in diesem, theils in dem darauf folgenden Abschnitte sollen die betreffenden Strukturverhältnisse erörtert werden.

Zuerst möchte ich die Aufmerksamkeit der Anatomen auf einen Punkt hinlenken, der mir zum Gesagten in deutlicher Beziehung zu stehen scheint. Die Blattstruktur von Olea europaea ist im Allgemeinen bekannt. Speciell erinnere ich an jene mechanischen Zellen, welche theils in der Richtung der Blattfläche, theils senkrecht zu derselben verlaufen. Erstere liegen einerseits zwischen Pallisadenzellen und Epidermis, andererseits im Schwammparenchym; die senkrecht gestellten verstreben da und dort wie Pfeiler die beiderlei horizontal gestellten. Denn man sieht nicht blos regelmässig die Verbindung zwischen den senkrecht verlaufenden Fasern und den über den Pallisadenzellen befindlichen, sondern beobachtet auch hin und wieder einen Zusammenhang der senkrechten Bastzellen mit horizontalen des Schwammparenchyms. Letztere bilden ein sehr unregelmässig anastomisirendes Faserwerk, das sich in verschiedenen Höhen des Schwammgewebes ausbreitet.

Wir haben es hier also sichtlich mit einer Vorrichtung zu thun, welche den Schutz des Assimilationsgewebes gegen radial wirkende Druckkräfte bezwekt. Bei hoher Trockenheit kann nämlich leicht ein Zusammenschrumpfen des gesammten Blattgewebes senkrecht zur Fläche beginnen, und es ist dann klar, dass für diesen Fall die Pallisadenzellen sich des Schutzes jenes verstrebenden Systems zu erfreuen haben. Nun aber ist wohl zu beachten, dass diese Einrichtung sich keineswegs auch auf die Epidermis ausdehnt. Die strebepfeilerähnlichen Bildungen endigen an der Epidermisinnenwand. Nach aussen folgen dann die dünnen Radialwände der Epidermiszellen. Also ist das Zusammenfallen in radialer Richtung ein Vorgang, welcher für die Assimilationszellen sorgfältig verhütet werden soll, der aber an derselben Stelle für die Epidermis ermöglicht und sogar durch die Dünnheit der Radialwände erleichtert ist.

Dieses anatomische Verhältniss steht in schöner Harmonie mit der oben einer mit dünnen Radialwänden versehenen Epidermis zugeschriebenen Funktion. In analoger Weise erstreckt sich auch die Strebevorrichtung im Blatt von Kingia australis R. Br. nicht bis zur Epidermisaussenwand; die mechanischen Elemente beginnen erst innerhalb der Epidermis als subepidermaler Bastbeleg [1]).

Im Hinblick auf das oben dargelegte Spiel dünnwandiger epidermaler Wassergewebe, bei Wasserabgabe zu collabiren und wieder anzuschwellen bei Flüssigkeitszufuhr, liegt der Versuch nahe, eine in physiologischer Hinsicht bisher dunkle Strukturerscheinung zu deuten.

Nach Radlkofer's Untersuchungen (Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania, München 1875, p. 100) ist nämlich die schleimartige Metamorphose der Epidermisinnenwand ein sehr verbreitetes Vorkommniss. Insbesondere sind es Holzgewächse, denen diese Eigenthümlichkeit zukommt, welche ich mit wenigen Worten skizziren will.

Bei Beobachtung von in Wasser liegenden Querschnitten durch ein Blatt von Erica caffra oder von Arbutus Unedo etc. erhält man den Eindruck, als ob eine zweischichtige Epidermis vorläge. Pfitzer liess sich bei letzterer Pflanze wirklich irre führen (Pringsheim's Jahrbücher VIII, Taf. VI, Fig. 11). Dem ist jedoch nicht so; durch die Einwirkung des Wassers ist die verschleimte Epidermisinnenwand nämlich sehr stark gequollen (s. meine Fig. 1, Taf. VII); die beiden dünnen Grenzlamellen dieser Innenwand, also die an das Lumen angrenzenden und die mit den Pallisadenzellen in Berührung befindlichen sind nicht verschleimt und durch die zwischen ihnen liegende gequollene Masse nach aussen und innen stark vorgewölbt.

Es liegt nun, wie schon angedeutet, nahe, diesen hygroskopischen Polstern die Funktion zuzuschreiben, Wasser abwechselnd zu speichern und bei Trockenheit unter Volumenverminderung wieder abzugeben. Doch ist es mir nicht gelungen, durch einen Versuch diese Hypothese zu stützen.

Mit der vorstehenden Aufstellung verbinde ich übrigens keines-

1) Tschirch, Abhandlungen des Bot. Ver. d. Pr. Brandenburg, XXIII.

wegs die Ansicht, als ob die Verschleimung der Epidermisinnenwand einer Steigerung der Wasserversorgungsfunktion gleichkäme; die in Rede stehende Erscheinung nur als Modifikation, als eine andere Erscheinungsform der normalen einschichtigen wasserführenden Epidermis zu betrachten, veranlasst mich der Umstand, dass die Verschleimungsmetamorphose z. B. auch bei Lythrum Salicaria sich findet, sowie bei vielen Salix-Arten, also bei Pflanzen, die keineswegs wegen Trockenheit ihres Standortes eines verstärkten Wasserversorgungssystems bedürfen. Statt einer dünnwandigen wassererfüllten Zelle wäre eben in den betreffenden Fällen ein mit Wasser imbibirtes Polster vorhanden.

Hier ist der Ort, eine kleine biologisch-anatomische Betrachtung einzuschalten.

Es ist ohne jeden Versuch klar, dass ein Blatt, welches sich ganz in feuchter Atmosphäre befindet und überdies einer directen Besonnung selten ausgesetzt ist, weniger Wasserverlust durch Verdunstung erleidet, als ein anderes, welches einerseits an trockene Luft grenzt und mitunter stundenlang von den direkten Sonnenstrahlen getroffen wird, während die andere Blattseite an Wasser grenzt und gar nicht verdunstet und während Wasserzufuhr von unten aufs ergiebigste erfolgt, wie dies bei den schwimmenden Blättern zahlreicher Wasserpflanzen der Fall ist.

Versuchen wir also, eine biologisch-anatomische Reihe aufzustellen, an deren Endpunkt die mit normaler einschichtiger Epidermis versehenen Pflanzen sich befinden, so stehen auf der untersten Stufe dieser Skala natürlich die ganz untergetauchten Blätter. Sie repräsentiren durch ihre Umgebung das Extrem von Schutz gegen Wassermangel. Bei diesen ergreift nun auch bekanntlich das Assimilationssystem vielfach aufs entschiedenste Besitz von der sonst dem epidermalen Wassergewebe zukommenden oberflächlichen Zelllage.

Nun aber reihen sich zunächst biologisch und anatomisch einige Farnblätter an. Auch bei ihnen lässt sich nicht blos das Fehlen einer oberseitigen farblosen Epidermis konstatiren, sondern das Assimilationssystem entwickelt seine specifischen Elemente, d. h. die am reichlichsten mit Chlorophyll versehenen Zellen in manchen Fällen

unmittelbar an der Oberfläche des Organs (Oberseite des Blattes von Didymochlaena sinuosa und Adiantum trapeziforme[1]).

Ganz entsprechend der hier vertretenen Auffassung ist es, wenn wir an den Blättern eines australischen Farnbaumes, Dicksonia antarctica, der nach F. Müller (Grisebach, Vegetation der Erde II, 215) der Dürre am besten widerstehen soll, eine entschiedene Abweichung von dem eben erwähnten Bauverhältniss finden. Die Blätter dieser Pflanze zeichnen sich nämlich durch den Besitz einer stellenweise sogar doppelten farblosen Zellschicht von der Oberseite aus. Ueberdies geht aus dem anatomischen Bau des Spaltöffnungsapparates nach Tschirch (Linnaea 1881) aufs Bestimmteste hervor, dass die Pflanze eines stärkeren Schutzes gegen Verdunstung bedarf, als andere Farne; denn sie zeigt die hiefür charakteristische Eigenthümlichkeit einer stark entwickelten Cuticularleiste.

An dritter Stelle kommen die schwimmenden und die ganz in der Luft vegetirenden Blätter ächter Wasserpflanzen, welchen im Allgemeinen eine Epidermis von geringer Dicke zukommt, in deren Zellen hier und da geringe Mengen von Chlorophyll sich vorfinden.

Letztere Gruppen und hierzu noch einige wenig besonnte Pflanzen[2]) leiten uns dann zu den mit normaler chlorophyllfreier Epidermis versehenen Gewächsen über. —

Im Ganzen und Grossen dürfte diese Reihe den natürlichen Vorkommnissen wohl entsprechen. (Vgl. hierüber auch Stahl, Zeitschr. für Naturwissensch. XVI., N. F. IX, 1, 2, Jena 1883.)

IV. Kapitel.

Flüssigkeitsverkehr innerhalb des epidermalen Wassergewebes selbst. Continuität dieses Gewebesystems.

Gemäss der im vorigen Kapitel erörterten Aufgabe des epidermalen Wassergewebes, als Wasserreservoir zu dienen, welches den Verdunstungsverlust in letzter Linie vorzugsweise deckt, ist die For-

---

1) Haberlandt, Vergleichende Anatomie des Assimilationssystems, Taf. VIII, Fig. 11, 12 dieser Jahrb. XIII.

2) de Bary, Vergleichende Anatomie p. 70.

derung naheliegend, dass zwischen den einzelnen Elementen eines solchen Systems in der mit der Organoberfläche parallelen Richtung ein lebhafter Flüssigkeitsverkehr herrsche. Denn es ist klar, dass wasserentziehende Agentien nicht immer an allen Punkten der Organoberfläche mit gleicher Intensität wirken, so dass eine Zuströmung von den weniger in Anspruch genommenen Stellen nach dem Orte des stärksten Verbrauches innerhalb des Wassergewebes nothwendig erscheint. Eine solche Strömung ist keine diosmotische, sondern eine nach einer Richtung fortschreitende Bewegung der Wassertheilchen durch die Membran hindurch.

Die geringe Dicke der Radialwände dient natürlich zugleich nebst ihrer oben erörterten Funktion diesem Wasserverkehr innerhalb unseres Systems.

Ausserdem aber muss hier an die ausserordentlich verbreitete und daher nur eines Hinweises bedürftige Thatsache erinnert werden, dass die Radialwände der Epidermis von zahlreichen Poren durchsetzt sind.

Es liegt uns hiernach in diesem Kapitel nicht mehr ob, die Frage nach der Förderung des Flüssigkeitsverkehrs innerhalb des epidermalen Wassergewebes in ihrer allgemeinsten Form weiter zu behandeln; denn darüber wird kein Zweifel bestehen, dass zahlreiche Poren und dünne Wände anatomische Eigenschaften sind, welche diesen Verkehr begünstigen.

Präzisiren wir vielmehr die in Rede stehende Frage dahin, ob anatomische Verhältnisse vorkommen, welche eine lokale Verkehrsunterbrechung im epidermalen Wassergewebe zu verhindern geeignet sind, anders ausgedrückt, ob gewisse Einrichtungen zu Gunsten der Continuität dieses Gewebesystems existiren.

Die vergleichende Anatomie wird diese Frage im bejahenden Sinn beantworten.

Es handle sich also, das sei vorausgesetzt, um Verhinderung des gänzlichen oder auch zu frühzeitigen Collabirens in radialer Richtung, da solches eine Hemmung des Verkehrs in der zur Oberfläche parallelen Richtung zur Folge hätte. Würde ein gänzliches Zusammensinken epidermale Flächen oder Streifen von einiger Ausdehnung umfassen, so wäre dadurch selbstverständlich die Möglichkeit, Wasser

dahin zu befördern, wo der grösste Verlust stattfindet, wesentlich beeinträchtigt.

Dreierlei Erscheinungen sollen nun zur Besprechung gelangen.

Fürs Erste ziehe ich jene cystolithenähnlichen Bildungen heran, die in Gestalt eines Kegels von der Innenwand einer Epidermiszelle ins Lumen derselben vorspringen. In der Epidermis zahlreicher Cyperaceen-Stengel und -Blätter fand Duval-Jouve (Mém. de l'acad. de Montpellier 1872; de Bary, Vergl. Anat. p. 34) eine bis zwei Längsreihen solcher Epidermiszellen, welche die Bastrippen bedecken, von abweichendem Bau gegenüber den übrigen Oberhautzellen. Die Innenwand der betreffenden Zellen ist wohl meist verdickt und es springt zugleich ein Kegel aus verkieselter Membransubstanz, dessen Basis auf der Innenwand steht, ziemlich nahe an die Aussenwand vor. Bei weiterer Untersuchung (auf radialen Längsschnitten) findet man manchmal zwei Kegel in einer Epidermiszelle longitudinal neben einander[1]).

Die Wirkungsweise dieser Kegel (Fig. 3, 4, Taf. VI) lässt sich folgendermassen denken. Nähert sich bei steigendem Wasserverlust die Epidermisaussenwand der Innenwand, so ist durch die Kegel die gänzliche Unterbrechung des Wasserverkehrs in diesen Zellen verhindert, indem sich die Aussenwand wohl an die Spitze des Kegels anlegen kann, die Region rings um die Basis des Kegels dagegen dem Verkehr offen bleibt.

Bei Eriophorum latifolium sind, wie Fig. 3, Taf. VI zeigt, die betreffenden Zellen mit den kegelförmigen Verdickungen kürzer als die übrigen Epidermiszellen; hier liegen sie isolirt zwischen gewöhnlichen Oberhautzellen.

Im Hochblatt von Cyperus alternifolius sind manche Baststränge von sehr hohen oder mässig hohen Epidermiszellen bedeckt, andere von sehr niedrigen. Wo nun hohe Oberhautzellen dem Skeletstrang aussen anliegen, findet man diese Kegel nicht, dagegen sind ununterbrochene Längsreihen solcher Kegelzellen da zu beobachten, wo der Querschnitt eine niedrige (leicht ganz collabirende) Epidermiszelle ausserhalb des mechanischen Complexes zeigt (Fig. 4, Taf. VI).

1) Auch Mohl hat, wie aus einer Bemerkung in seiner Arbeit „Ueber das Kieselskelet lebender Pflanzenzellen" (Bot. Zeit. 1861) hervorgeht, diese Gebilde gesehen.

Dem Gesagten ist noch weiter hinzuzufügen, dass man die Kegelzellen in den Blättern von Scirpus natalensis sehr zahlreich über den Bastrippen der unteren Blattepidermis findet, aber nur sporadisch in der Epidermis der Oberseite. Letztere ist hier mit einem 3—4schichtigen Wassergewebe versehen, dessen innere Schichten (2—3) innerhalb der Baststränge verlaufen. An der oberen Blattseite erscheint die Continuität des epidermalen Wassergewebes auch ohne die Kegelzellen hinlänglich gesichert, während dies bei der einschichtigen Epidermis der Unterseite nicht der Fall ist. Das reichliche Auftreten der fraglichen Erscheinung auf der Unterseite kann also wiederum als im Dienste der Continuität stehend betrachtet werden. Nach Haberlandt (Entwickelungsgsch. des mech. Gewebesyst. Taf. I Fig. 14) kommen zwar auch in dem mit mehrschichtiger Epidermis versehenen Hochblatt von Papyrus antiquorum ähnliche Bildungen vor. Doch sind hier die Vorsprünge sehr schwach, auf Querschnitten kaum sichtbar; für unsere Betrachtung scheint der Fall wohl nicht typisch; Erwähnung verdient jedoch, dass auch hier an manchen Stellen der Oberseite das Assimilationsgewebe dicht an einen Baststrang grenzt.

Kämen die erwähnten Gebilde ganz beliebig zerstreut in der Epidermis vor, dann wäre die Annahme, dass es funktionslose Ausscheidungsprodukte seien, naheliegend; allein durch ihr Vorkommen in gewissen Epidermiszellen, sowie durch ihr Auftreten in Längsreihen (unterbrochene oder mehr kontinuirliche) ist zu vorstehender Erwägung nach der physiologischen Seite hin Veranlassung gegeben.

Nicht zu verwechseln mit den hier erörterten Strukturverhältnissen sind die von Mettenius entdeckten, von Rosanoff (Bot. Zeit. 1871) weiter verfolgten kleinen Cystolithenzellen an der Peripherie von Baststrängen, welche Bildungen auch Haberlandt (Entwickl. d. mech. Gewebesyst. p. 16) erwähnt.

In der Schutzscheide mancher Gramineenwurzeln (Andropogoneen; s. Klinge, Mém. de l'ac. imp. des sciences, Petersb. 1879) beobachtet man gleichfalls kegelförmige Erhebungen, die von der dicken Innenwand nach aussen, also ins Lumen der Scheidenzellen vorspringen. Es mag dahingestellt bleiben, ob diesem Vorkommniss analoge Bedeutung zukommt, wie dem oben näher besprochenen. Immerhin ist daran zu denken, dass gerade bei Gramineenwurzeln

die Schutzscheide nach Verlust der Rinde die Epidermis ersetzt. Diese Eigenthümlichkeit scheint allen Schutzscheidezellen ringsum zuzukommen, ein Umstand, welcher bei der Gleichwerthigkeit der Zellen nicht auffällt. —

Ich muss mich darauf beschränken, die vorstehenden und die in diesem Kapitel noch folgenden anatomischen Verhältnisse, welche alle, wie es scheint, die Wegsamkeit des epidermalen Gewebesystems über den Skelettheilen begünstigen, aufzuzählen: nicht möglich aber ist es uns gegenwärtig, anzugeben, warum jene Eigenthümlichkeiten im Bau des epidermalen Systems gerade über den mechanischen Zellen nothwendig sind.

Ich komme zu einer zweiten Reihe von Strukturverhältnissen, welche ich ebenfalls in Beziehung zur Förderung der Continuität bringen möchte.

Die Fortsetzung des bereits oben eingeschlagenen Gedankenganges führt uns nämlich zu folgender Erwägung. Handelt es sich darum, zum Zwecke der Förderung des Wasserverkehrs im epidermalen System insbesondere jene Partieen desselben zu begünstigen, welche nach innen an mechanische Zellkomplexe grenzen, so lässt sich mit Grund behaupten, dieser Zweck wäre auch dadurch zu erreichen, dass das epidermale Wassergewebe an diesen Stellen eine grössere Mächtigkeit erlangte. Eine solche Verstärkung des eben genannten Systems könnte sowohl durch Vermehrung seiner Zelllagen wie durch einfache Vergrösserung der Zellen erzielt werden. Wir begegnen in der That beiden Erscheinungen.

Bei Spartium album (Stamm), dessen assimilirende Zweige durch peripherische Bastrippen ihre Biegungsfestigkeit erlangen, ist das epidermale Wassergewebe über den Bastrippen 2—3schichtig, über dem grünen Gewebe einschichtig. Es hat somit das epidermale Wassergewebe an der Aussenseite der Bastrippen einen grösseren Spielraum als über den grünen Zellen, mit anderen Worten: dem Eintreten des vollständigen Collapsus ist über den Skeletsträngen ein grösseres Hinderniss in den Weg gelegt, als an anderen Stellen; die Continuität scheint somit gesichert. Aehnliche Verhältnisse liegen bei Genista aetnensis (Stamm) vor.

Der andere Weg, Vergrösserung der Zellen an den betreffenden Orten, ist an mehreren Organen zu beobachten.

An Querschnitten durch den Stamm von Ephedra monostachya (Fig. 5, Taf. VII) bemerkt man oft, dass gerade über den (hier kleinen) Bastpfosten je eine grosse Epidermiszelle liegt. Ausserdem tritt da und dort hervor, dass die Radialwände an den über den Skeletsträngen liegenden Epidermiszellen etwas dicker sind, was ja selbstverständlich diesen Zellen das Collabiren erschwert.

Aehnliches beobachtete ich an einem Halm von Juncus glaucus. Ueber den Bastrippen im Blatt von Typha latifolia sind gleichfalls die Epidermiszellen höher.

Eine dritte Kategorie von anatomischen Verhältnissen, deren physiologische Bedeutung ich ebenfalls in der Aufrechthaltung der Continuität des epidermalen Wassergewebes erblicke, ist das Vorkommen von sogenannten sekundären Epidermiszellen in Fällen, wie sie die Blätter von Calamagrostis epigeios und Cyperus vegetus darstellen (vgl. Haberlandt, Entwickl. d. mech. Gewebesyst. Taf. I, Fig. 6, 16). Die Hälfte oder zwei Dritttheile des Querschnittes einer Epidermiszelle und zwar der an das grüne Gewebe angrenzende Theil sind von einem Bastbündel eingenommen, während der peripherische Theil für eine kleine Epidermiszelle reservirt bleibt.

Nimmt man an, dass die Forderung nach der Continuität des epidermalen Wassergewebes in der That eine physiologische sei, so erscheinen diese Vorkommnisse hierdurch einigermassen beleuchtet.

Es sind somit verschiedenartige anatomische Verhältnisse, als deren gemeinsamen physiologischen Hintergrund wir die Continuität des wasserführenden epidermalen Gewebesystems heranzuziehen versuchten.

Den beiden letzteren Kategorien gemeinsam ist der Umstand, dass in beiden Fällen das mechanische Gewebe Concessionen macht zu Gunsten des epidermalen Wassergewebes.

Im Anschluss an das Gesagte erübrigt noch, unser Auge kurz auf die Frage zu richten, ob bei flächenartigen Organen der Flüssigkeitsverkehr zwischen ober- und unterseitigem Wassergewebe in anatomischer Hinsicht irgendwie gefördert erscheint. Die Betrachtung des Baues der Blattränder zeigt uns, dass dies der Fall ist. Wenige Beispiele mögen genügen. Die Struktur des Blattrandes von Podocarpus salicifolia, Typha latifolia lässt erkennen, dass

die Continuität zwischen dem Wassergewebe der oberen und unteren Blattseite gewahrt ist. Denn obwohl aus mechanischen Gründen [1]) eine Anhäufung mechanischer Zellen an dem Blattrand Statt hat, so geht doch die Epidermis über die mechanischen Zellen hinweg. Bei Tradescantia discolor fliessen die Wassergewebe der oberen und unteren Blattseite ganz deutlich am Blattrande zusammen und zwar nicht blos je eine Zellschicht von oben und unten, sondern je zwei.

V. Kapitel.

Epidermales Wassergewebe und Assimilationssystem.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal die Folgen des sich allmälig steigernden Wassermangels in einem Organ, welches mit epidermalem Wassergewebe versehen ist.

Soweit die Cuticula gegen Wasser durchlässig ist — eine absolute Impermeabilität ist ihr ja nicht zuzuschreiben — betrifft natürlich der Wasserverlust in erster Linie die oberflächlich gelegenen Schichten, d. h. das epidermale Wassergewebe.

Die Verdunstung nach den Intercellularräumen aber sucht zunächst die an sie angrenzenden Zellen ihrer Flüssigkeit zu berauben, also in einem normalen Blatt die Zellen des Schwammgewebes und Pallisadenparenchyms. Die Elemente des Wassergewebes aber sind es trotzdem, welche den schliesslichen Wasserverlust des Organs vorzugsweise zu tragen geeignet sind.

Fassen wir nun die Pallisadenzellen ins Auge, so ersetzen dieselben ihren Verlust, indem sie aus den Zellen des Wassergewebes Wasser an sich ziehen. Ausserdem wird zweitens ein bedeutungsvoller Flüssigkeitsverkehr zwischen epidermalem Wassergewebe und Assimilationssystem dann stattfinden, wenn bei reichlicher Wasser-

1) Vgl. Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. Handbuch der Botanik von Schenk. Breslau 1882.

versorgung nach Trockenheit eine Füllung des epidermalen Systems von unten her erfolgt.

Diesem Verkehr steht nun nach dem anatomischen Befund im Allgemeinen kein Hinderniss entgegen. Die Innenmembranen eines einschichtigen oder der innersten Schicht eines mehrfachen epidermalen Wassergewebes sind entweder durch ihre Dünnheit oder durch Poren für diese Wasserbewegung geeignet. (Poren findet man z. B. zwischen Epidermis und Assimilationszellen im Stamm von Dianthus Armeria; hier sind die Epidermisinnenwände ziemlich dick.)

Geht man aber etwas strenger zu Werke, so lässt sich der vorliegenden Frage nach der Förderung dieses Wasserverkehrs zwischen den beiden Systemen noch eine andere Seite abgewinnen, indem wir dieselbe nämlich folgendermassen präzisiren:

Ist auch in solchen Fällen, in welchen aus physiologischen Gründen mechanische Zellen, deren Lumen durch die Wandverdickung fast auf Null reducirt ist, zwischen den beiden in Rede stehenden Gewebesystemen Platz ergreifen, für jenen Verkehr die Möglichkeit offen gelassen? Die Behauptung, dass eine solche Communikation zwischen den beiden Geweben nothwendig sei, würde gerade dadurch eine Begründung erfahren, dass auch unter schwierigen Verhältnissen diesem Bedürfniss durch den anatomischen Bau Rechnung getragen ist. Derartige Verhältnisse liegen nun vor im Stamm von Casuarina equisetifolia, wo zur Herstellung der Biegungsfestigkeit, und im Blatt von Podocarpus salicifolia, wo zur Erhöhung der Hautsteifigkeit und Biegungsfestigkeit zugleich mechanische Zellkomplexe sich zwischen die genannten Systeme eindrängen.

Meine Figuren 5 auf Taf. V und 6 auf Taf. VII stellen die beiden Fälle dar. Man sieht sofort, dass das mechanische Gewebe wirklich zu Gunsten unserer Forderung Concessionen macht.

Im Stamm von Casuarina equisetifolia befindet sich das typische Assimilationsgewebe (Pallisadenzellen) nicht blos zu beiden Seiten der im Querschnitt dreieckigen Bastrippen, wie bei Equisetum hiemale, Genista tinctoria, sondern auch radial innerhalb der Bastrippe. Der Wasserverkehr zwischen dem letztgenannten Theil des Assimilationssystems einerseits und dem epidermalen Wassergewebe ausserhalb der Bastrippe andererseits ist dadurch er-

leichtert, dass die Bastrippe durchbrochen ist; in ungefähr radialer Richtung ist dieselbe von dünnwandigen Zellen durchsetzt. Auf diese eigenthümliche anatomische Erscheinung machte schon Schwendener im „Mechan. Prinzip“ (p. 147) aufmerksam.

Durchmustert man ferner, um zu dem anderen Fall überzugehen, Blattquerschnitte von Podocarpus salicifolia, so findet sich oberseits, wo die Spaltöffnungen fehlen, hin und wieder eine Lücke in der Reihe der subepidermalen Bastzellen; es ragt dann das Pallisadengewebe bis ganz an die Epidermis hinan. In der Flächenansicht erscheinen längere, an Markstrahlen (auf Tangentialschnitten) erinnernde Streifen, welche diesen Durchlassstellen entsprechen.

Es mag nochmals erwähnt werden, dass wir es bei Casuarina equ. wie bei Podocarpus salicif. mit mechanischen Elementen zu thun haben, die fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind. In den Fiedern von Cycas revoluta sind dagegen die subepidermalen Fasern mit einem geräumigen Lumen versehen. Hier finden sich keine derartigen Lücken.

VI. Kapitel.

Epidermales Wassergewebe und Leitbündelsystem.

Ausser den von Sachs (Pringsheim's Jahrb. III, p. 197 u. 241) und de Vries (Landwirthsch. Jahrb., herausgegeben von Nathusius und Thiel, 1878) physiologisch, von Haberlandt (dies. Jahrb. XIII) jüngst auf anatomischem Wege als Ableitungssystem erkannten dünnwandigen farblosen Gefässbündelscheiden werden die Leitbündel nicht selten von Schienen farbloser, oft krystallführender Zellen begleitet. Diese Schienen münden nun oft in das epidermale Wassergewebe; beide Gewebe fliessen zusammen und bilden anscheinend ein System.

Als Beispiele führe ich an die Blätter von Ficus elastica (Fig. 1, Taf. VI), Eucalyptus globulus (Fig. 2, Taf. VI), Myrtus Pimenta, Amygdalus nana, Quercus suber, Arbutus Unedo; insbesondere sind

die kleinen Gefässbündel rücksichtlich dieser Verbindungen ins Auge zu fassen.

Man geht wohl meistens von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass der Primordialschlauch einer Pallisadenzelle an der gegen die Epidermiszelle zu gekehrten Seite eine andere Beschaffenheit habe, als an der gegenüberliegenden Membranfläche der Pallisadenzelle, indem derselbe wohl nach dem Innern des Blattes zu gelöste Assimilationsprodukte durchlässt, nicht aber nach der Epidermisseite hin. Andererseits wäre denkbar, dass auch die Epidermiszellen selbst in Folge der Beschaffenheit ihres Primordialschlauches gegen Eintritt von Zucker u. dgl. sich ablehnend verhielten. Für diese im Wesentlichen gleichbedeutenden Annahmen — denn von einer festgestellten Thatsache ist nicht die Rede — spricht der gewichtige Umstand, dass wandernde Assimilationsprodukte in Form von (feinkörniger) Stärke im Allgemeinen nicht in der Epidermis beobachtet wurden.

Angenommen nun, es stelle sich späterhin heraus, dass dennoch die Auswanderung von Assimilationsprodukten nicht blos nach innen erfolgt, sondern auch durch die Epidermis vermittelt wird, so steht das häufige Zusammenfliessen der ableitenden farblosen Gefässbündelscheiden mit dem epidermalen Wassergewebe hiermit in klarer Beziehung. Diese Fälle würden sich dann als ein weiterer „Typus" zu den von Haberlandt (l. c.) aufgestellten anreihen.

Liegt nun aber wirklich in der Beschaffenheit des Primordialschlauches, sei es der Pallisadenzellen oder der Epidermiszellen, wie dies als wahrscheinlich bezeichnet werden kann, eine unübersteigliche Schranke gegenüber dem Uebertritt von gelösten Assimilationsprodukten, so ist betreffs der physiologischen Deutung jener Communicationen zwischen Gefässbündelelementen und epidermalem Wassergewebe folgende Erwägung angezeigt.

In den Fällen weit gehender Gewebedifferenzirung, d. h. also grösserer Arbeitstheilung, ist die Forderung berechtigt, dass zur Zeit der Füllung des epidermalen Wassergewebes nicht blos die Zellen des Assimilationssystems als wasserleitende Elemente zwischen Gefässbündeln und epidermalen Schichten in Anspruch genommen werden, sondern eben ein Gewebe, welches eine möglichst directe Verbindung zwischen den wasserleitenden Elementen der Gefässbündel

und der Epidermis herstellt. Ein solches Gewebe ist nun aber gegeben durch das Zusammenfliessen der farblosen Schienen mit der wasserführenden Hautschicht. Die Unterbrechungen der Bastzellkomplexe an den beiden Seiten der Gefässbündel, auf welche Schwendener (Mech. Princ.) aufmerksam machte, kommen hierbei natürlich als wichtig in Betracht. Diese letztere physiologische Bedeutung kann übrigens den in Rede stehenden Communicationen zwischen Wassergewebe und Gefässbündelsystem auch dann zugeschrieben werden, wenn eine Betheiligung der Epidermis an der Ableitung festgestellt sein würde. Diese Deutung hat daher schon jetzt Anspruch darauf, als eine naturgemässe, d. h. zutreffende betrachtet zu werden.

VII. Kapitel.

Mechanisch bedeutsame Structurverhältnisse des Hautgewebesystems grüner Organe im Allgemeinen. Ihre Beziehungen zur Funktion des epidermalen Wassergewebes.

Die Bezeichnung „Hautgewebesystem" der grünen Pflanzenorgane umfasst, wie schon Eingangs dieser Abhandlung hervorgehoben wurde, mehr als epidermales Wassergewebe sammt Cuticula. Denn abstrahiren wir von dem cuticularisirten Häutchen, ferner von dem Wassergehalt der epidermalen Zellen und ihren dünnen Radialwänden, so bleibt immer noch eine Eigenschaft, nämlich eine gewisse mechanische Widerstandsfähigkeit der Haut zurück, welche anderen anatomischen Verhältnissen entspringt. Von den hierher gehörigen Strukturverhältnissen soll nun im Folgenden die Rede sein.

Es handelt sich also im Allgemeinen um einen durch das Hautsystem bewirkten mechanischen Abschluss gegen die äusseren Medien, speciell um die Steifigkeit der Haut.

In der einfachsten Weise tritt uns genannte Eigenschaft in dem dichten Zusammenschluss der Zellen und ferner in der erheblichen Dicke der Epidermisaussenwand entgegen. Die letztere so allgemeine und bekannte Erscheinung hat mit dem Wassergewebe als solchem

und mit der Funktion der Cuticula nichts zu thun; sie tritt ja auch an untergetauchten Organen (Stamm von Elodea) hervor, obwohl bei ihnen ein epidermales Wassergewebe nicht in Betracht kommt und die Cuticula auf ein Minimum reducirt ist, ferner auch an dem Blatt des Farnkrautes Didymochlaena sinuosa (nach Haberlandt, Taf. VIII Fig. 12 in dessen Vergl. Anat. d. Assimilationssyst.), obgleich hier ebenfalls die oberflächliche Zellschicht dem Assimilationsgewebe angehört, also ein epidermales Wassergewebe oberseits fehlt.

Von Interesse ist es nun, jene Einrichtungen näher zu betrachten, welche wesentlich zur Erhöhung der Steifigkeit der Organhülle beitragen.

Meistens erstrecken sich diese Strukturverhältnisse nur auf die Aussenseite des epidermalen Wassergewebes, in manchen Fällen aber auch auf die Innenseite. Wenden wir uns zuerst der Betrachtung der Aussenseite zu.

Die Steifigkeit der Aussenwand wird, wie schon angedeutet, erstens erhöht durch Steigerung ihrer Dicke. Ich gehe nicht darauf ein, die Abstufungen dieser Erscheinung zu verfolgen; als Extrem aber möchte ich hervorheben die Blätter mancher Coniferen (vgl. Thomas, Pringsh. Jahrb. Bd. IV). Bei Pinus silvestris z. B. ist die oberflächliche Schicht bekanntlich aus bastähnlichen Zellen gebildet; unter denselben liegt das Wassergewebe. Die dickwandigen oberflächlichen Zellen können als eine sehr dicke Aussenwand aufgefasst werden.

Analoge Verhältnisse finden sich auch an solchen Organen, bei welchen ein mehrschichtiges Wassergewebe vorhanden ist. Im epidermalen Wassergewebe mancher Piperaceen zeigen die äussersten Zelllagen (oberseits), welche aus kleinen Zellen bestehen, schwach collenchymatischen Charakter. Ausgeprägt mechanischen Charakter vollends besitzen die peripherischen Schichten des Wassergewebes mancher Bromeliaceen (Nidularium splendens, Aechmea fulgens). Diese eben erwähnten mechanischen Zelllagen wirken dem mehrschichtigen Wassergewebe gegenüber ähnlich, wie eine dicke Aussenwand bei einfacher Epidermis.

Die Steifigkeit der äussersten Membran nimmt zweitens zu durch ein auf dieselbe befestigtes (d. h. an sie angewachsenes) Netzwerk von Leisten. Dieser Forderung entspricht die oft zu

beobachtende Ansatzweise der Radialwände der Epidermiszellen an die Aussenwand; sie setzen nämlich vielfach mit breiterer Basis an.

In gleichem Sinne verstärkend, die Steifigkeit aber noch mehr erhöhend wirkt das Weitervorspringen eines aussteifenden Leistennetzes nach innen; hierher gehören Fälle wie die Epidermis des Blattes von Aloë glabra; die Wandverdickung erstreckt sich hier von der starken Aussenwand an auf einen grossen Theil der Radialwand.

Auch hier lässt sich eine analoge Erscheinung bezüglich des mehrschichtigen epidermalen Wassergewebes konstatiren. In den Blättern von Peperomia pereskiaefolia K. ist die äusserste Zellschicht des mächtigen Wassergewebes nicht blos mit sehr dicken Aussenwänden versehen, sondern es erstreckt sich eine starke Verdickung fast bis nach innen auch über die Radialwände. Aehnlich ist die Epidermis der Blattunterseite gebaut.

Die Steifigkeit der oberflächlichen Zelllage wird drittens erhöht durch einen wellenförmigen Verlauf der Steifungsleisten. Denn die Anzahl der Leisten ist bei wellenlinigem Verlauf (auf eine passende Einheit bezogen und bei gleicher Grösse der Zellen) höher als bei geradlinigem Verlauf. Theils sind es die ganzen Radialwände, theils nur ihre äusseren Partieen, welche wellenlinig an der Aussenwand verlaufen.

An dieser Stelle will ich einer von Haberlandt (Assimilationssystem p. 10 f.) angestellten Betrachtung einige Bemerkungen anschliessen. Durch die in Rede stehende „Verzahnung" der Epidermiszellen wird wirklich die Zugfestigkeit der Epidermis in der Richtung der Fläche erhöht und zwar wird, wie genannter Autor angiebt, eben durch die Wellung die Festigkeit der Verbindung der Epidermiszellen gesteigert.

Gehen wir etwas näher auf die Sache ein.

Trifft es zu, dass die Verwachsungsflächen zweier Epidermiszellen unter einander bei einem senkrecht zu ihnen wirkenden Zug die schwächsten Stellen repräsentiren, dann wird sicher durch eine Vergrösserung der Verwachsungsfläche die Zugfestigkeit in der betreffenden Richtung erhöht.

Wenn aber ein Reissen eben so leicht mitten durch die Aussen-

wände und Innenwände erfolgt, dann ist die Wellung für die Zugfestigkeit ohne Belang. Denn in letzterem Fall, wenn nämlich der die Zellen sozusagen verbindende Kitt (Intercellularsubstanz) eine ebenso feste Verbindung herstellt, wie die Membransubstanz selbst, ist Folgendes zu beachten.

Ein Zug, der in irgend einer Richtung der Fläche auf eine Epidermis mit lauter gewellten Radialwänden wirkt, wird von den flachen Aussen- und Innenwänden aufgenommen. Eine direkte Inanspruchnahme der Radialwände auf Zug könnte erst erfolgen nach ihrer Geradestreckung; letztere könnte mit kleinem Kraftaufwand geschehen, tritt aber schon wegen der geringeren Dehnbarkeit der theilweise cuticularisirten Aussenwand nicht ein.

Ein einfacher Versuch mit der Blattscheide von Secale cereale zeigt nun aber in der That, dass die Wellung der Wände für die Erhöhung der Zugfestigkeit wohl in Betracht kommen kann.

Die in der Längsrichtung der Scheide verlaufenden Radialwände sind gewellt. Ein Zerren in tangentialer Richtung und die Untersuchung der entstandenen Rissstellen ergiebt, dass die Orte der Trennung in der Rege genau den welligen Verwachsungslinien entsprechen; daraus folgt, dass hier die schwächsten Stellen sind und dass eine Vergrösserung der Verwachsungsflächen für diesen Fall vortheilhaft wirkt.

Neben der gegebenen Falls die Steifigkeit und auch die Zugfestigkeit erhöhenden Wirksamkeit ist noch ein dritter Punkt zu berücksichtigen, nämlich die Erhöhung der Strebefestigkeit der einzelnen Epidermiszelle.

Was diese Strebefestigkeit betrifft, so hat man sich angesichts einer welligen Epidermis, bei welcher die Wellung sich auf die ganzen Radialwände erstreckt, zu vergegenwärtigen, dass sich je zwei gegenüber liegende Buchten (Halbcylinder) zu einem Cylinder combiniren; Cylinder aber (auch nur aus Papier gedacht) stellen entschieden strebfeste Constructionen dar. Erstreckt sich die Wellung aber nur auf den äusseren Theil der Radialwände, so kommen durch ähnliche Combination wie vorhin Kegel zur Wirkung, welche mit ihrer Basis nach aussen gerichtet sind.

Es liegt nach dem Vorausgehenden nahe, in dem Umstand, dass sich bei Grasblättern (de Bary, Vergleich. Anatomie p. 33),

Luzula maxima die Wellung der Radialwände nur auf den äusseren Theil derselben erstreckt, eine Concession zu Gunsten des oben erörterten Spiels (Zusammensinken in radialer Richtung etc.) zu erblicken. Diesen Fällen wäre ausserdem vergleichbar die starke Wandverdickung bei Aloë glabra, die ebenfalls eine innere Partie der Radialwände unberührt lässt. Denn sowohl die erhebliche Wanddicke als die Wellung der Radialwände stehen dem Vorgang ihrer Verbiegung natürlich hinderlich im Wege.

Uebrigens sind versteifende Leisten keineswegs einzig und allein durch die Radialwände gegeben; es können vielmehr von der Aussenwand direkt ins Lumen der Epidermiszellen netzförmig anastomosirende Verdickungsfasern vorspringen, wie ich dies z. B. bei den Blättern einer Mahonia beobachtete.

Der wellige Verlauf der Radialwände in der Epidermis findet sich nun auch bei mehrschichtigem Wassergewebe. Im Blatt von Phrynium cylindricum z. B. ist die sehr niedrige äussere Zelllage des zweischichtigen Wassergewebes mit undulirten Radialwänden versehen.

An dieser Stelle mag noch eine Bemerkung Platz finden mit Rücksicht auf die von Haberlandt (Physiol. Leistungen p. 576 des Handbuchs der Botanik von Schenk) erwähnte Thatsache, dass die Wellung bei den Dicotylen vorwiegend auf der Blattunterseite auftritt. Dies mag auch in einigem Zusammenhang damit stehen, dass das oberseitige Wassergewebe einem grösseren Wasserverlust und dem damit innig zusammenhängenden Collabiren mehr ausgesetzt ist als das untere.

Als vierte Modalität von Aussteifungseinrichtungen an der Aussenseite des epidermalen Wassergewebes soll noch angeführt werden die grosse Zahl von Radialwänden, resultirend aus der Kleinheit der oberflächlichen Zellen. Dieses sehen wir an der äussersten Zelllage des „Hypoderms“ bei den Blättern von Peperomia latifolia verwirklicht. —

Werfen wir noch einen Blick auf diejenigen Fälle, in welchen die mechanischen Ausrüstungen des Hautgewebesystems an der Innenseite des epidermalen Wassergewebes liegen.

Als hierher gehörig betrachte ich die Blätter mancher Coniferen; als Beispiele nenne ich die Nadeln von Picea excelsa, dann die

Blätter von Podocarpus salicifolia; diese Organe besitzen bekanntlich zwischen der einschichtigen Epidermis und dem grünen Gewebe eine Schicht mechanischer Zellen. Je kürzer die betreffenden Organe sind, mit um so grösserer Wahrscheinlichkeit lässt sich wohl behaupten, dass die subepidermalen Stereïden zur Erhöhung der Hautsteifigkeit dienen, nicht aber um der Biegungsfestigkeit des Organs willen vorhanden sind.

Ferner erinnere ich an den anatomischen Bau mancher Orchideenblätter. Als Exempel diene Renanthera eximia, auf deren Blattoberseite sich meine Figuren 5 u. 6, Taf. VI beziehen. Während hier die Steifigkeit offenbar nur in der Längsrichtung des Blattes erhöht ist — denn zwischen den längsverlaufenden dickwandigen Fasern liegen dünnwandige Zellreihen des Wassergewebes — hängen bei Podocarpus salicifolia die aussteifenden Elemente auch in der Querrichtung zusammen.

Es obliegt mir noch, dem Titel dieses Kapitels nach seiner anderen Seite hin gerecht zu werden.

Jene Strukturverhältnisse, welche die Steifigkeit der Aussenfläche eines einschichtigen oder mehrschichtigen Wassergewebes bedingen, erscheinen für das Spiel des epidermalen Wassergewebes bei Wasserverlust und Wiederaufnahme von Flüssigkeit nicht ohne Bedeutung.

Eine Folge der Steifigkeit der Aussenwand (beziehungsweise der peripherischen Schichten) ist, dass die Annäherung der Aussenwände beim Zusammensinken in radialer Richtung für grössere Flächen eine gleichmässige wird. Dem Entstehen kleiner Falten oder Runzeln an dieser Aussenfläche ist durch ihre Steifigkeit vorgebeugt, die entstehenden Verbiegungen der Aussenmembranen sind sanfter. Das Entstehen kleiner und steiler Falten an der Aussenfläche könnte möglicherweise eine Zerrung des grünen Gewebes zur Folge haben, indem die Aussenwand an zwei benachbarten Punkten auf die inneren Zellen hier drückt, dort an ihnen mittelst der Radialwände nach aussen zieht.

Die erörterte mechanische Ausrüstung der Aussenmembran (bezw. Aussenschicht) steht also nicht ausser aller Beziehung zu der oben eingehender behandelten Funktion des epidermalen Wasser-

gewebes, indem diese Strukturverhältnisse modifizirend auf die Gestaltsveränderung des Wassergewebes einwirken.

Am Schlusse dieser Abhandlung ist noch die Frage am Platze, warum die Pflanze so allgemein ein Wasserreservoir für ihre grünen Organe an die Oberfläche verlegt und nicht vielmehr ins Innere.

Die Beantwortung dieser Frage steht mit der sich immer mehr sich klärenden Einsicht in die Funktion der Gefässe im innigen Zusammenhang und fällt zusammen mit dem wesentlichen Resultat meiner Untersuchung, welches ich in folgender Weise zusammenfasse.

Der Wasserbedarf im Pflanzenkörper wird durch zwei Gewebesysteme gedeckt.

Das eine durchzieht strangartig das Innere der Stämme, Blätter und Wurzeln, das andere bedeckt mantelartig insbesondere die grünen Organe, deren Wasserbedürfniss mit Rücksicht auf die beiden Vorgänge der Transpiration und Assimilation von besonderer Bedeutung ist.

In den Gefässen und gefässähnlichen Zellen der Leitbündel erblicken wir das im Innern der Pflanzenorgane befindliche Wassergewebe und zwar in Gestalt eines reichverzweigten und anastomosirenden röhrenartigen Systems. Diesem inneren Wassergewebe gegenüber ist die Configuration als Mantel für ein zweites wasserführendes System die rationellste; denn auf diese Weise sind die übrigen Gewebe und Gewebepartien am besten mit Wasser versorgt; dieses zweite System ist das epidermale Wassergewebe.

Die Elemente des epidermalen Wassergewebes sind dünnwandige, lebende Zellen (mit Primordialschlauch): bei Wasserverlust collabiren sie und können dann wieder turgescent werden.

Die Elemente des „trachealen“ Wassergewebes (um es kurz zu bezeichnen) sind todt (ohne Primordialschlauch), immer ohne Turgor; sie sind entweder dickwandig oder mit Aussteifungsvorrichtungen (Ringen, Spiralen etc.) versehen; sie collabiren daher bei Wasserabgabe nicht, sondern lassen verdünnte Luft eintreten.

Im Einklang hiermit steht auch die bekannte Thatsache, dass

untergetauchte Pflanzentheile einerseits durch eine schwache Ausbildung des trachealen, andererseits durch völligen Verzicht auf das epidermale Wassergewebe sich auszeichnen.

Einrichtungen verschiedener Art — Dicke der Aussenwand, Auftreten von Leisten an derselben, Theilnahme der mechanischen Zellen an der Zusammensetzung des Hautgewebes — dienen der Steifigkeit des Hautsystems.

Figuren-Erklärung.

Tafel V.

Fig. 1. Kleines Stück eines Blattquerschnittes einer Bromeliacee (Tillandsia) skizzirt, den schroffen Gegensatz zwischen dem collabirten Wassergewebe und dem nicht collabirten Assimilationsgewebe zeigend. (Länge der Wassergewebezellen nicht genau.)

Fig. 2 und Fig. 3. Skizzen. Fig. 3 giebt die Querschnittsansicht durch ein vertrocknetes Sedum-Blatt; das im Innern befindliche Wassergewebe ist collabirt. Fig. 2 zeigt denselben Querschnitt nach längerer Einwirkung von Wasser; die vorher collabirten Zellen im Innern sind wieder in den turgescenten Zustand zurückgekehrt.

Fig. 4. Peperomia latifolia. Skizze einer Blattquerschnittspartie, welche uns den Habitus des epidermalen Wassergewebes zeigt, wenn dasselbe in Folge von Trockenheit, welcher das Blatt ausgesetzt war, collabirt war und nun bei Wasserzusatz zum Querschnitt sich allmälig wieder ausdehnt. Die dem grünen Gewebe zunächst anliegenden Zellen sind schon wieder ganz gestreckt. Die (schwach collenchymatisch verdickten) äussersten Zellen, welche in der Figur nach links folgen würden, sind nicht collabirt.

Fig. 5. Casuarina equisetifolia. Partie eines Stammquerschnitts mit einer Bastrippe. Letztere ist von dünnwandigen Zellen durchsetzt, welche dem Wasserverkehr zwischen epidermalem Wassergewebe und Assimilationssystem förderlich sind (Kap. V). Vergr. 600.

Tafel VI.

Fig. 1. Ficus elastica. Gefässbündel im Blattquerschnitt. Das epidermale Wassergewebe fliesst mit dem farblosen Gewebe, welches die Gefässbündel begleitet, zusammen. L—L = Leptom; bei m eine schmale Zelle mit milchsaftartigem Inhalt. Vergr. 120. (s. Kap. VI.)

Fig. 2. Eucalyptus globulus. Querschnitt durch einen Blattstrang.

Vom Gefässbündel zur Epidermis führen gleichfalls farblose, hier mit Krystallen oder Krystalldrusen erfüllte Zellen. Vergr. 250.

Fig. 3. Eriophorum latifolium, Halm. Radialer Längsschnitt durch die äusserste Partie einer Bastrippe (b Bastzelle) und durch die Epidermis e. a = Epidermisaussenwand. Zwei Epidermiszellen sind mit kegelförmigen Membranverdickungen versehen. Vergr. 600. (s. Kap. IV.)

Fig. 4. Cyperus alternifolius, Hochblatt. Flächenansicht der oberen Epidermis; die Kegelzellen k zeigend. Vergr. 250.

Fig 5. Renanthera eximia, Blattoberseite in der Flächenansicht von aussen (Vergr. 250) und

Fig. 6, dieselbe im Querschnitt darstellend; p Porus. Vergr. 250. (s. Kap. VII.)

Tafel VII.

Fig. 1. Arbutus Unedo, Theil eines Blattquerschnittes in Wasser; g = gequollene Innenwand der Epidermiszelle; i. l. = innerste Lamelle der Innenwand. Das Lumen ist weiss gelassen. Vergr. 600. (s. Ende des III. Kap.)

Fig. 2. Spartium album. Querschnitt durch eine Bastrippe und Umgebung. Ueber der Bastrippe ist das epidermale Wassergewebe verstärkt. Vergr. 250. (s. Kap. IV.)

Fig. 3. Cyperus alternifolius, Hochblattoberseite. Querschnittspartie mit Epidermis sammt Kegelzelle. G.B. = Gefässbündel. Vergr. 600. (Vgl. Taf. VI, Fig. 4.)

Fig. 4. Carex arenaria, Halm. Bastrippe mit Kegelzelle im Querschnitt darstellend. Vergr. 600.

Fig. 5. Ephedra monostachya, Theil eines Stammquerschnittes, über den Baststrängen grössere Epidermiszellen zeigend. Vergr. c. 120. (s. Kap. IV.)

Fig. 6. Podocarpus salicifolia, Blattoberseite im Querschnitt. Das mechanische Gewebe ist unterbrochen zu Gunsten des Wasserverkehrs zwischen Assimilationssystem und epidermalem Wassergewebe. Vergr. 250. (s. Kap. V.)

Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen.

Von

Dr. H. Ambronn.

Mit Tafel VIII.

Der Saft- und Gasaustausch aneinanderstossender Zellen, deren Wände nicht mit wirklichen Löchern versehen sind, geschieht stets durch Diosmose der betreffenden Inhaltsstoffe, mögen dies nun tropfbar-flüssige oder gasförmige Körper sein. Befinden sich die Zellwände noch im jugendlichen Zustande oder bleiben sie in der ganzen Zeit ihrer Functionsfähigkeit in der Form dünner Cellulose-Membranen erhalten, so kann die Diosmose mit Leichtigkeit auf der ganzen Ausdehnung der Zellwand vor sich gehen. Haben dagegen in älteren Stadien die Zellwände durch weiteres vorgeschrittenes Wachsthum mehr oder minder an Dicke zugenommen, so bieten sich dem schnellen Austausch, der wohl in den meisten Fällen nöthig ist, bedeutendere Schwierigkeiten dar.

Da das Dickenwachsthum der Zellwände bei manchen Gewebearten wegen der ihnen zuertheilten Function eine unumgängliche Nothwendigkeit ist, so muss die Wanderung der nöthigen Nährstoffe möglichst erleichtert werden. Dieses Ziel erreicht die Pflanze dadurch, dass die Wände solcher Zellen nicht gleichmässig in die Dicke wachsen, sondern an einzelnen bestimmt umschriebenen Stellen ihre frühere Wandstärke beibehalten, ohne dass hierdurch der Hauptfunction der betreffenden Gewebe Eintrag gethan würde. Auf diese Weise entstehen je nach der Funktion der

Zelle, nach der Anordnung der Micellarreihen, nach der Natur der diffundirenden Stoffe mannigfaltig ausgebildete Tüpfel. Hat die Pflanze dagegen Ursache, einzelne Zellen oder Zellcomplexe gegen andere abzuschliessen, damit keine Diffusion stattfindet, so wird die Tüpfelbildung unterbleiben, und es wird ausserdem noch durch eine chemische oder physikalische Umwandlung der Cellulose dafür gesorgt werden, dass die durch verdickte Wände schon möglichst verringerte Diosmose fast gänzlich verhindert werde.

Die Veranlassungen zu einem derartigen Abschliessen einzelner Zellen oder Zellkomplexe von anderen können sehr verschiedenartige sein. Es kann z. B. grossen Vortheil darbieten, wenn die Leitung von nothwendigen Nährstoffen auf weitere Entfernung vor sich gehen muss, ohne dass unterwegs eine Abgabe der zu leitenden Stoffe an andere benachbarte Gewebe stattfinden soll.

Ein derartiger Fall liegt beispielsweise vor bei den axilen Gefässbündelsträngen der Wurzeln, die denn auch immer von einer cuticularisirten Scheide umgeben sind. Ebenso ist von grösster Wichtigkeit für die Pflanze, ihre der Verdunstung am meisten ausgesetzten Theile, also die peripherisch liegenden, möglichst gegen Abgabe von Wasser zu schützen.

Allerdings muss die Pflanze transpiriren, aber dieser Process der Transpiration ist durch gewisse Einrichtungen, hauptsächlich durch die Spaltöffnungen geregelt. Die Epidermis der oberirdischen Pflanzentheile ist deshalb auch fast nur an den Stellen unterbrochen, wo jene Gebilde liegen. Ihre Aussenwand wird überdies von der mehr oder weniger mächtigen Cuticula gegen das anstossende Medium abgegrenzt.

Ausserdem aber sind in den meisten Fällen die Aussenwände der Epidermiszellen nicht mit Tüpfeln versehen, sie zeigen gleichmässige und oft sehr starke Verdickungen. Es ist dieser letztere Umstand auch sofort erklärlich, wenn man bedenkt, dass Tüpfelbildung im Innern der Pflanze, wo Zelle an Zelle stösst, wohl einen plausiblen Grund hat, dass aber da, wo jede Zelle mit einer Wand an die umgebende Luft angrenzt, eine Tüpfelbildung unterbleiben kann.

Damit stimmen jedoch die Thatsachen scheinbar nicht immer überein, es finden sich in manchen Fällen in den Aussenwänden der

Epidermiszellen Tüpfel vor. Obwohl dieses Vorkommen von Tüpfeln an dergleichen Orten immerhin zu den Seltenheiten gehört, so scheint mir doch die Nothwendigkeit vorhanden zu sein, solche Erscheinungen mit der sonstigen Function der Poren in Zusammenhang zu bringen oder durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchung nachzuweisen, dass dieselben als eine naturgemässe Folge anderer zweckdienlicher Einrichtungen, die mit den übrigen Tüpfeln ihrer Function nach nichts zu thun haben, aufzufassen seien. Die Nothwendigkeit, eine derartige Erklärung zu suchen, ist deshalb vorhanden, weil in eine als richtig geltende Theorie — und eine solche ist wohl die Annahme, dass die Poren im Innern der Gewebe eine Erleichterung der Diosmose bezwecken — alle Thatsachen passen müssen, die wir in der Structur der Pflanzen beobachten können.

Es sollte der Zweck der nachstehenden Untersuchungen sein, eine genügende Erklärung solcher Tüpfelbildung in den Aussenwänden der Epidermiszellen zu geben.

Von den ziemlich zahlreichen sehr zerstreuten Literaturangaben über diesen Punkt sind nur wenige von Wichtigkeit, die meisten bieten nichts Anderes als eine Constatirung von hierher gehörigen Vorkommnissen. Ich glaube, die letzteren hier unbeachtet lassen zu dürfen, da die bis jetzt bekannten Fälle schon öfters, z. B. in De Bary's vergleichender Anatomie[1]), zusammengefasst worden sind.

Ueber die etwaige Beziehung solcher Tüpfel zur Function der Epidermis habe ich nirgends eine Angabe finden können. In den Lehrbüchern und Handbüchern, wo der anatomische Bau der Epidermiszellen behandelt wird, werden solche Poren immer nur als Ausnahmen von der Regel, dass die Aussenwände der Epidermiszellen tüpfellos seien, angeführt. Nur Hofmeister geht in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“[2]) bei Besprechung der verschiedenen Verdickungsarten der Zellhaut auf die Bedeutung der im Innern der Gewebe regelmässig correspondirenden Tüpfel ein. Nachdem er auseinander gesetzt hat, dass sich die nicht verdickten Stellen zweier aneinander stossender Zellwände decken, dass also die Tüpfel correspondiren, sagt er weiter: „Eine ursächliche Bedingung der Tüpfel-

1) S. 74.
2) S. 171.

bildung kann in diesen wechselseitigen Beziehungen darum nicht gesucht werden, weil Tüpfel auch auf den freien Aussenflächen von Oberhautzellen in der Luft vegetirender Pflanzentheile vorkommen, so in denen der Gräser, der Cycas revoluta, der Kiefern, in den Haaren der jungen Zweige von Pinus balsamea."

Hofmeister schliesst demnach aus dem vereinzelten Vorkommen von Tüpfeln auf den Aussenwänden von Epidermiszellen, dass überhaupt das regelmässige Correspondiren der Tüpfel keine bestimmte Ursache habe und wohl auch keinen bestimmten Vortheil für die Pflanze darbiete, dass es vielmehr eine zufällige Erscheinung sei. Ob Hofmeister mit seiner eben citirten Bemerkung jede ursächliche Bedingung des gegenseitigen Correspondirens der Tüpfel leugnen will, oder ob er blos meint, dass, etwa aus rein mechanischen Ursachen, die im Vorgange des Dickenwachsthums begründet seien, eine solche ursächliche Bedingung nicht bestehe, ist aus seiner Aeusserung nicht klar ersichtlich. Will er die letztere Meinung damit aussprechen, so lässt sich dagegen sagen, dass wir über die Mechanik des Dickenwachsthums noch ziemlich im Unklaren sind, folglich über die Einwirkung, die etwa ein in der Entstehung begriffener Tüpfel einer Zellwand auf das Dickenwachsthum der angrenzenden Zellwand auszuüben vermag, ganz und gar nichts Genaues aussprechen können.

Aus diesem Grunde darf man aber noch nicht behaupten, dass eine solche Bedingung der Tüpfelbildung nicht vorhanden sei, sondern man muss zugeben, dass man darüber nichts weiss.

Noch viel weniger liesse sich jedoch die Bemerkung Hofmeister's rechtfertigen, wenn er damit, gestützt auf das vereinzelte Vorkommen von Tüpfeln an Orten, wo ihre Function, ihre Entwickelungsgeschichte noch nicht recht klar ist, jegliche ursächliche Bedingung der Tüpfelbildung ableugnen wollte. Dass die Tüpfel in den Zellen irgend eine Function haben, dass sie also nicht blos etwa ein Spiel der Natur, eine mehr zufällige Erscheinung seien, wird wohl Niemand ernstlich bestreiten. Ebensowenig kann aber auch ein Zweifel darüber herrschen, dass das regelmässige Correspondiren derselben für die Pflanze von irgend welchem Vortheile sei. Nimmt man an, dass die Tüpfel zur Erleichterung der Diosmose vorhanden seien — und wir wissen zur Zeit durchaus nichts Besseres darüber — so

kann man nicht auf Grund einiger weniger Ausnahmen die ganze Theorie über den Haufen werfen, sondern man muss die Ausnahmen genau untersuchen und zusehen, ob sie in der That einen Widerspruch gegen die Theorie enthalten. Selbst wenn man keine genügende Erklärung für jene Ausnahmen findet, so ist es immerhin besser, vorläufig anzunehmen, dass uns die Ursachen, welche die Ausnahmen herbeiführen, noch unbekannt sind, als von einzelnen Abnormitäten auf die Ungültigkeit der aus der weitaus grösseren Mehrzahl normaler Vorkommnisse gezogenen Regel zu schliessen.

In einer Abhandlung von Mettenius über die Hymenophyllaceen [1]), in welcher der genannte Forscher neben entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen auch auf den anatomischen Bau näher eingeht, finden sich mehrere Angaben über Tüpfel in den an die Luft grenzenden Zellwänden der Blätter. Die Hymenophyllen nehmen durch den eigenthümlichen Bau ihrer Blattorgane, durch den fast gänzlichen Mangel an Spaltöffnungen eine Sonderstellung unter den Farnkräutern ein. Die Blätter sehr vieler Hymenophylleen sind wie diejenigen der Moose einschichtig, oder sie bestehen nur aus wenigen (2—4) Zellschichten. Die Zellen der einschichtigen Blätter sowohl wie diejenigen, welche an der Oberfläche der mehrschichtigen liegen, zeigen eine mannigfaltige Ausbildung ihrer Radial- und Aussenwände. Sie besitzen theils Wellungen und Faltungen, theils auch netzartige Verdickungen.

Mettenius unterscheidet unter den Zellen, in denen Wellungen oder Faltungen der Radialwände auftreten, zweierlei Arten, solche, bei denen die Wellungen bezw. Faltungen über die ganze Ausdehnung der Radialwände hinweggehen und solche, bei denen sie sich nur in den äusseren Partien finden. Die letzteren, die uns hier hauptsächlich interessiren, bezeichnet er als amphimorphe Zellen, weil ihre Umrisse bei verschiedener Einstellung des Mikroskops verschiedene Form haben. Je nachdem nun diese amphimorphen Zellen in ihrem äusseren Theile Wellungen oder Faltungen zeigen, spricht er von amphimorph gewellten oder amphimorph divaricaten Zellen.

Ferner beschreibt er noch bei mehreren Hymenophylleen solche

---

1) Ueber die Hymenophyllaceae. Abhandl. der math.-phys. Classe der Kgl. Sächs. G. d. W., Band VII, No. II. 1864.

Zellen, in denen netzartige Verdickungen zugleich in Verbindung mit jenen amphimorph-divaricaten Radialwänden auftreten. Es scheint mir am besten zu sein, wenn ich die betreffenden Angaben Mettenius', in denen er das Vorkommen von Tüpfeln auf den Aussenwänden der in der angeführten Weise ausgebildeten Zellen beschreibt, wörtlich wiedergebe, zugleich unter Verweisung auf die Figuren der Originalabhandlung:

Seite 452. „Bei amphimorphen Zellen besitzt die äussere Wand längs ihrer Peripherie (Taf. II, 26, 29, 31, III. 9, 10) eine Reihe von Tüpfeln, indem die von den benachbarten Falten seitlich getrennten Feldchen der äusseren Wand mit einem Tüpfel versehen sind[1]). Diese Tüpfel kommen an Ausdehnung der Area dieser Feldchen annähernd gleich und alterniren auf den aneinander liegenden Membranen benachbarter Zellen gerade wie die sie begrenzenden Falten" .....

„Diese Tüpfel nehmen z. B. bei Trichomanes rigidum mit Zunahme der Ausdehnung der Falten und der von denselben getrennten Felder an Weite zu, und lässt sich dann erkennen, dass sie auf der der Peripherie der Zelle zugekehrten Seite eine bedeutendere Tiefe als auf der entgegengesetzten, dem Centrum der Zelle zugekehrten, besitzen und demgemäss die Verdickungsschichten an der Grenze der seitlichen und äusseren Wand der Zelle eine bedeutendere Stärke besitzen und allmälig gegen die Mitte der äusseren Wand sich verdünnen."

„Bei amphimorphen Zellen endlich, deren vorspringende Läppchen eine bedeutendere Grösse haben, z. B. bei Trichomanes Javanicum (III, 34) erreichen diese Tüpfel die grösste Ausdehnung und erstrecken sich über die äussere Wand dieser Vorsprünge bis zu dem Anfang derselben zwischen den inneren Enden der Falten."

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie hier von Mettenius für Hymenophyllaceen beschrieben werden, finden sich, wie ich weiter unten zeigen werde, bei den Blättern einiger Coniferen.

---

1) Mettenius verweist hier in einer Anmerkung ganz richtig auf ähnliches Verhalten amphimorpher Zellen bei anderen Pflanzen, z. B. Lycopodium squarrosum, mancher Arten von Antrophyum, der Gräser, so bei Elymus arenarius.

Ueber die netzartig verdickten Aussenwände sagt er:

„Sämmtliche hierher gehörige Zellen gehören zu den amphimorphen-divaricaten und sind auf der äusseren Wand mit einer Reihe peripherischer Tüpfel versehen, zeigen ferner in der Anordnung ihrer Falten eine Uebereinstimmung darin, dass die stärkeren derselben an die den amphimorphen Charakter dieser Zellen begründenden Falten unmittelbar sich anschliessen, als Verlängerungen oder Verzweigungen derselben (Taf. III, 28, 32, 33) auftreten, also in der Richtung von der Peripherie gegen das Centrum der Zelle hin ziehen, hier aber dann häufiger und unregelmässiger sich verzweigen und kleinere Maschen bilden.“ (Taf. III, 38, 39, 40, 43.)

Ferner:

„An diese Zellen mit netzförmiger äusserer Wand reihen sich alsdann ausserordentlich innig Zellen an, deren äussere Wand mit zahlreichen feinen tüpfelähnlichen Stellen versehen ist, diese stimmen mit den netzfaltigen stets insofern überein, als eine Reihe randständiger Tüpfel ihren amphimorphen Charakter bekundet (Taf. III, 48, 49, 50) und weichen nur dadurch ab, dass die Grösse dieser randständigen Tüpfel eine geringere und dass innerhalb derselben auf der Fläche der äusseren Membran eine grosse Anzahl kleiner Tüpfel ausgebildet ist, Verschiedenheiten, in welchen indess nur gradweise Unterschiede von den Zellen mit netzfaltiger äusserer Membran erblickt werden können.“

Diese von Mettenius gemachten Mittheilungen konnte ich, soweit mir die von ihm untersuchten Arten aus dem Leipziger Universitäts-Herbarium zu Gebote standen, grösstentheils bestätigen. Bei Besprechung der Art und Weise des Dickenwachsthums solcher gewellter, gefalteter oder netzartiger Membranen werde ich auf die gegebenen Citate Bezug nehmen.

Ich will nun in Folgendem versuchen, die Verhältnisse, wie ich sie bei den von mir in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen gefunden habe, entweder entwickelungsgeschichtlich oder in anderer Weise zu erklären. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass die

nachstehenden Mittheilungen nur der Versuch einer Erklärung, die sich allerdings stets an das anatomisch und entwickelungsgeschichtlich Feststehende halten wird, sein soll.

Zunächst sollen diejenigen Fälle besprochen werden, wo meiner Meinung nach die Tüpfel als eine nothwendige oder auch mehr zufällige Folge anderer für die Pflanze zweckdienlicher Einrichtungen anzusehen sind, sodann die wenigen anderen Fälle, wo, wie ich glaube, die Tüpfel in jugendlichen Stadien als echte der Diosmose dienende Einrichtungen, in älteren dagegen als functionslos aufgefasst werden müssen.

Die gegenseitige Verbindung der Epidermiszellen an ihren radialen Wänden ist bei vielen Pflanzen dadurch eine festere geworden, dass diese Wände nicht grade verlaufen, sondern mehr oder weniger gewellt sind. Es wird durch diesen Umstand eine grössere Zugfestigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung erzielt, da die berührenden Flächen vergrössert werden und in Folge dessen der Zusammenhang ein innigerer wird. Dass eine solche grössere Festigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung für die Pflanzen in mehrfacher Hinsicht von grosser Wichtigkeit ist, leuchtet sofort ein, zumal gerade die Epidermis sehr häufig bedeutend auf Zug sowohl in der Längs- wie in der Querrichtung in Anspruch genommen wird. Ich kann hier auf die einzelnen Ursachen, welche eine derartige Inanspruchnahme auf Zug herbeiführen, nicht näher eingehen, sondern verweise auf die von Haberlandt in seiner Schrift „Die physiologischen Leistungen der Gewebe" gemachten Bemerkungen über die Function der Epidermis.[1])

Jene Wellungen, die wie Verzahnungen wirken, finden sich jedoch bei einer Reihe von Pflanzen nicht auf der ganzen Ausdehnung der radialen Wände, sondern sie sind auf den äusseren, also der Luft zugekehrten, Theil derselben beschränkt. Sie kommen in diesem Falle dadurch zu Stande, dass die äusseren Partieen der Wände ein stärkeres Flächenwachsthum als die dem Innern der Pflanze zugekehrten besitzen. Solche Zellen entsprechen demnach

---

1) Encyclopädie der Naturwissenschaften, Botanik, herausg. von Schenk, Bd. II, S. 573 ff.

denjenigen, welche Mettenius als amphimorph gewellte bezeichnet. Die radialen Wände bekommen in Folge dessen eine eigenthümliche Gestalt, die innere Hälfte stellt eine Ebene, die äussere dagegen eine wellig hin und her gekrümmte Fläche dar. Betrachtet man die Form der letzteren rein theoretisch, so kann man sich die Entstehung derselben folgendermassen veranschaulichen:

Denkt man sich eine gerade Linie, die gleichmässig in der Weise fortbewegt wird, dass sie mit ihrem einen Endpunkt auf einer geraden Linie, mit dem anderen dagegen auf einer, etwa der Sinuscurve ähnlichen, Wellencurve hinläuft, so bekommt man den äusseren Theil der Radialwände in den amphimorph-gewellten Epidermiszellen.[1])

In der Natur dieser Fläche liegt es, dass die Stärke der Wellungen von der ursprünglich vorhandenen Wellencurve an nach der geraden Linie zu immer mehr abnimmt, mit anderen Worten, dass die Differenz zwischen den Maxima und Minima der einzelnen Wellencurven, welche man erhält, wenn man sich die in Rede stehende Fläche durch successive Ebenen parallel mit der Ebene der bereits vorhandenen Wellencurve geschnitten denkt, immer geringer wird. Die Maxima sowohl wie die Minima dieser einzelnen Curven liegen in geraden Linien, welche in der Mitte der Radialwände ansetzen und schief in einer zur Aussenwand und dem ebenen Theil der Radialwand senkrechten Ebene nach aussen gehen.

Das Zustandekommen derartiger Wellungen ist nur dann möglich, wenn zwischen den äusseren und inneren Partieen der radialen Epidermiszellwände eine Differenz der Wachsthumsenergie vorhanden ist. Das Flächenwachsthum des äusseren Theils in der Richtung parallel zur Aussenwand der Epidermiszellen ist ein stärkeres, wie in dem inneren. Aus der Regelmässigkeit der Wellungen lässt sich zugleich mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass das stärkere Flächenwachsthum von aussen nach innen allmälig und nicht sprungweise abnimmt, was ja auch aus anderen Gründen schon anzunehmen ist. Ist die Differenz zwischen der Stärke des Flächenwachsthums des

---

1) Anmerk. Die auf diese Weise erzeugte Fläche gehört zu der Kategorie der windschiefen Flächen, die dadurch charakterisirt sind, dass nie je zwei aufeinanderfolgende Lagen der erzeugenden Linie in eine Ebene fallen.

äusseren und inneren Theils einer Radialwand eine bedeutendere, so werden anfangs wohl ebenfalls Wellungen, später aber, wenn sich der äussere Theil noch mehr auszudehnen sucht, auch Faltungen, d. h. Duplicaturen, bei denen sich die Membranen dicht aneinander legen, entstehen. Jedenfalls werden aber solche Faltungen auftreten, wenn das stärkere Flächenwachsthum nicht gleichmässig vertheilt, sondern auf bestimmte Stellen beschränkt ist. Es werden hierdurch Faltungen hervorgerufen, die ähnlich jenen sind, welche sich in den assimilirenden Zellen vieler Coniferenblätter finden. Nur erstrecken sich bei den letzteren die Faltungen über die ganzen Wände hinweg, während sie bei den hier in Betracht kommenden amphimorphen Epidermiszellen sich nur auf die äussere Hälfte der Radialwände beschränken.[1]) Da auch hierbei, wie bei den Wellungen, das stärkere Wachsthum allmälig von aussen nach innen zunimmt, so wird die Form der in das Zelllumen hineinragenden Faltungen die eines rechtwinkligen Dreiecks sein, das senkrecht zur Radial- und Aussenwand verläuft. Die eine Kathete desselben setzt an die Radialwand, die andere an die Aussenwand an und die Hypotenuse ist dem Innern der Zelle zugekehrt.

Faltungen und Wellungen kommen oft combinirt vor und zwar in der Weise, dass anfangs die Radialwände schwach gewellt werden, und dass dann später, unter Beibehaltung der einmal vorhandenen Wellungen, an den Stellen, wo die Maxima und Minima der Wellencurve liegen, noch Faltungen eintreten. Diese alterniren in Folge dessen regelmässig in den an einander stossenden Zellen.

Eine derartige Combination von Faltung und Wellung findet sich häufig bei den Hymenophylleen, wie aus den bereits citirten Angaben von Mettenius und den hierzu gehörigen Figuren der genannten Abhandlung ersichtlich sind.

Auch in der Epidermis mancher Coniferennadeln und der Equisetenhalme finden sich ähnliche Verhältnisse, auf die ich weiter unten noch eingehender zu sprechen kommen werde.

Die Faltungen sind nun nicht, wie die Wellungen, dazu geeignet, die Festigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung zu ver-

---

1) Es entsprechen also solche Zellen den amphimorph-divaricaten nach Mettenius.

stärken, denn durch die Einfaltungen werden wohl die Flächen der Radialwände selbst vergrössert, aber nicht die Berührungsflächen an einander stossender Epidermiszellen. Die Faltungen haben dagegen eine andere Function, die darin besteht, dass sie in ihrer Form als dreiseitige Träger eine wirksame Aussteifungseinrichtung der zarten Epidermiszellen bilden und so das Collabiren der Wände, vorzugsweise das Eindrücken der Aussenwand bei starker Verdunstung möglichst verhindern.

Dieselbe Wirkung würden selbstverständlich auch andere der Form nach ähnliche Träger ausüben, die ihren Ursprung nicht Faltungen verdanken, sondern die als Verdickungsleisten, welche den Radialwänden ansitzen, aufzufassen wären, wie dies für die Epidermiszellen mancher Blumenblätter wahrscheinlich ist.

Die Epidermiszellen mit gewellten Radialwänden haben offenbar, wie schon erwähnt, zunächst die Bedeutung, eine in tangentialer Richtung widerstandsfähigere Epidermis herzustellen, sie haben ausserdem noch mechanisch dieselbe Wirkung wie die Faltungen oder Verdickungsleisten; denn durch diese Ausbiegungen des oberen Theils der radialen Epidermiszellwände werden ebenfalls derartige, wenn auch nicht so wirksame Stützen, wie sie die Faltungen darbieten, geschaffen.

Wir sehen also, wie sowohl Faltungen als Wellungen für die Festigkeit der einzelnen Epidermiszellen bezw. der ganzen Epidermis von Wichtigkeit sein können.

Die eben mitgetheilten Beobachtungen und Betrachtungen beziehen sich zunächst nur auf die Ausbildung der Epidermis und ihrer Elemente im jugendlichen noch unverdicktem Zustande. Dass gerade in diesem Altersstadium, wo die Blätter oder Stengel noch nicht ihre volle Ausbildung erlangt haben und noch in lebhaftem Wachsthum begriffen sind, einerseits die Inanspruchnahme der Epidermis auf Zug weit mehr hervortritt und andererseits die zarten nur von einer schwachen Cuticula überdeckten Zellen der Verdunstung mehr ausgesetzt sind, als später, wenn die betreffenden Organe ihr Wachsthum beendet haben, ist sofort einleuchtend.

Fragen wir nun, welches Bild bieten uns solche Epidermiszellen mit ihren gewellten oder gefalteten Radialwänden bei vorge-

schrittenem Dickenwachsthum dar. Zunächst möge der Fall betrachtet werden, wo jene in ihrem äusseren Theile gewellten Epidermiszellwände vorliegen.

Es ist eine mechanische Nothwendigkeit, dass die äusseren stärker wachsenden Partieen der Wände passiv in mehr oder minder regelmässiger Weise wellenförmig hin und her gebogen werden. Durch dieses passive Hin- und Herbiegen entstehen in der gewellten Membran naturgemäss manche Spannungsdifferenzen. An den Stellen, wo die Maxima und Minima der Wellencurve liegen, erfährt die Membran offenbar einen Druck senkrecht zu ihrer Fläche; an den Stellen jedoch, die zwischen den Maxima und Minima liegen, also an den sogenannten Beugungspunkten der Curve, ist ein derartiger Druck nicht vorhanden. In Fig. 1 geben die an den Punkten m vorhandenen Pfeile die Richtung des Druckes, welchen die Membran durch die Biegung erfährt, und b die Stellen, wo die Beugungspunkte liegen, an. Es ist ausserdem selbstverständlich, dass die Theile, welche an den Stellen der Maxima und Minima auf der convexen Seite liegen, auf Zug, diejenigen dagegen, die auf der concaven Seite liegen, auf Druck in Anspruch genommen werden.

Wir können nun zwar nicht mit Bestimmtheit behaupten, welche Einwirkungen ein passives Hin- und Herbiegen der Radialwände und die offenbar damit verbundenen Spannungsverhältnisse in bestimmten Partieen derselben auf die Art und Weise des Dickenwachsthums ausüben können; aber immerhin kann es als wahrscheinlich hingestellt werden, dass da, wo starker Druck vorherrscht, sich nicht so leicht neue Micelle einlagern werden, als an den Orten, wo solcher Druck nicht vorhanden ist. Es scheint mir eine derartige Annahme erlaubt zu sein, da sie gegen unsere Anschauungen von der Einlagerung neuer Micelle, z. B. beim Wachsthum der Stärkekörner, nicht verstösst. Demnach wären also diejenigen Partieen der gebogenen Membran, welche den Concavitäten an den Stellen, wo die Maxima und Minima liegen, zugekehrt sind, am wenigsten für das Einlagern neuer Micelle geeignet, denn hier ist nicht nur ein Druck senkrecht zur Fläche, sondern auch noch ein solcher in tangentialer Richtung vorhanden. Diejenigen Partieen, welche den Convexitäten zugekehrt sind, erfahren zwar ebenfalls

einen Druck senkrecht zur Fläche, zugleich aber auch einen Zug in tangentialer Richtung, so dass hier eine Einlagerung neuer Micelle schon eher möglich ist. Am besten eingerichtet für das Zustandekommen von Dickenwachsthum sind jedenfalls diejenigen Partieen, die an den Beugungspunkten liegen, wo weder Druck senkrecht zur Fläche der Membran noch auch in der Richtung der Tangente stattfindet.

Allerdings könnte hiernach die Wirkung jener passiven Biegung nur in den ersten Stadien des Dickenwachsthums bestimmend auf die Einlagerung neuer Micelle sein, aber es steht der weiteren Annahme, dass diese anfängliche Wirkung auch für das fernere Dickenwachsthum einen gewissen Einfluss beibehält, zunächst, ehe wir nicht besser darüber unterrichtet sind, Nichts entgegen. Es wäre ein solcher Einfluss als etwas Aehnliches aufzufassen, wie die Einwirkungen, welche die Ausbildung excentrischer Stärkekörner bedingen. Schon die geringste Abweichung vom kugelig concentrischen Bau durch stärkeres Flächenwachsthum einzelner peripherischer Partieen übt, wie Nägeli[1]) aus seinen Untersuchungen folgert, auf die weitere Ausbildung der Stärkekörner einen bestimmenden Einfluss aus.

Die Thatsachen, welche die genauen Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und über den Schichtenverlauf im fertigen Zustande ergeben, stimmen mit den gemachten Annahmen vollkommen überein. Verfolgt man die Entwickelungsgeschichte solcher Epidermiszellen, so sieht man in ganz jugendlichen Stadien, dass die radialen Wände der Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung eben sind; erst später treten, allmälig immer stärker werdend, die Wellungen des äusseren Theiles derselben auf.

Beginnt das Dickenwachsthum, so werden stets zuerst die Stellen, wo die Beugungspunkte der Wellencurve liegen, verdickt, sodann theilt sich dasselbe auch denjenigen Partieen der Maxima und Minima mit, die den Convexitäten zugekehrt sind, während die Stellen der Maxima und Minima, die an den Concavitäten liegen, fast ganz unverdickt bleiben. Schreitet das Dickenwachsthum nun noch weiter fort, so entstehen schliesslich Hohlräume, die aus gewissen

---

1) Nägeli: Die Stärkekörner, S. 320 ff.

optischen Gründen wie schief von innen nach aussen gerichtete Tüpfel aussehen. In Folge ihrer Entwickelungsgeschichte liegen sie alternirend rechts und links von der Mittellamelle und grenzen fast direkt an dieselbe an.

Macht man im fertigen Zustande den Schichtenverlauf in dem äusseren Theile der Radialwände durch quellende Mittel, wie verdünnte Säuren, deutlich sichtbar, so entspricht er vollständig dem Bilde, welches man sich auf Grund der Entwickelungsgeschichte und auch rein theoretisch auf Grund der oben auseinander gesetzten Spannungsverhältnisse in den passiv gebogenen Membranen construiren kann (vergl. Fig. 2).

Am zahlreichsten sind die Verdickungsschichten an den Beugungspunkten und an den Stellen, wo die Convexitäten der Maxima und Minima liegen, während dort, wo die Concavitäten liegen, eine Verdickung fast gar nicht vorhanden ist, indem sich die Schichten, die an den Beugungspunkten liegen, nach den Concavitäten auskeilen und somit jene engen vielfach als Tüpfel beschriebenen Kanäle bilden.

Die Art und Weise des Dickenwachsthums, wie sie eben beschrieben wurde, giebt nur Aufschluss über die Entstehung von tüpfelähnlichen Gebilden, wenn man die Radialwände und ihre weitere Ausbildung auf Flächenschnitten untersucht. Es bleibt deshalb noch übrig, auch diese Verhältnisse, wie sie sich in der Profilansicht, also auf Querschnitten finden, zu besprechen.

Betrachtet man zunächst wiederum die jüngsten Stadien, so findet man, dass der Querschnitt der Epidermiszellen etwa die Form eines Rechtecks hat. In den darauf folgenden Alterszuständen, in denen zwar die Wellungen der Radialwände schon vorhanden, die letzteren aber noch unverdickt sind, zeigen die Querschnitte der Zellen, je nachdem sie durch die Wellung der einen oder beider Radialwände durchgegangen sind, etwa die Form eines Trapezes bezw. Rhomboides.

Vergegenwärtigt man sich, in welcher Weise die Aussenwände der Epidermiszellen während des Zustandekommens der Wellungen an den Radialwänden sich verhalten, so wird man sofort einsehen, dass dieselben in einzelnen Partieen auf Zug, in anderen Partieen auf Druck und zwar in tangentialer Richtung in Anspruch genommen

werden. Da, wo die Maxima und Minima der Wellencurve liegen, wird die Aussenwand derjenigen Zelle, welcher die Concavität der Wellung zugekehrt ist, gezogen, derjenigen dagegen, in welche die Convexität hineinragt, gedrückt werden. Da aber die Aussenwände solchen Zug- und Druckwirkungen jedenfalls Widerstand entgegensetzen, so wird die gewellte Fläche nicht genau mit der oben in rein theoretischer Weise definirten windschiefen Fläche zusammenfallen, sondern es werden sich in ihren äussersten Partieen, wo sie an den Aussenwänden ansitzt, geringe Abweichungen davon bemerklich machen.

Die Abweichungen müssen sich darin kundgeben, dass die Radialwände in den Wellungen auf dem Querschnitte nicht als gerade Linien unter spitzem Winkel an die Aussenwände ansetzen, sondern dass sie in ihrem äussersten Theile leicht gebogen sind. Man kann dieses, zunächst durch theoretische Gründe geforderte Resultat des Widerstandes, den die Aussenwände der Wellung in den Radialwänden entgegensetzen, auf jedem Querschnitt durch derartige Epidermiszellen anatomisch bestätigt finden. Die Wirkung der Biegungen, deren Concavitäten und Convexitäten nach derselben Seite wie die der betreffenden Wellungen liegen, auf das Dickenwachsthum der Radial- und Aussenwände wird nach dem oben Mitgetheilten eine ganz ähnliche sein, wie diejenige, welche durch die passiven Biegungen in den Wellungen an den Radialwänden allein hervorgerufen wird; denn jene durch den Widerstand der Aussenwände bedingten Biegungen sind ja ebenfalls rein passiver Natur.

Betrachten wir nun, wie sich der Verlauf des Dickenwachsthums gestalten wird.

In Fig. 3 wird durch die Pfeile die Richtung angegeben, wo nach den eben besprochenen Einwirkungen der stärkste Druck senkrecht zur Fläche stattfindet, ausserdem ist einleuchtend, dass der am Scheitelpunkt der Concavität liegende Theil der Fläche am stärksten in tangentialer Richtung gedrückt wird. Hier also wird eine Einlagerung neuer Micelle am meisten auf Widerstand stossen. Dieser Widerstand wird mehr und mehr abnehmen, je weiter die Partieen der Aussen- und Radialwand von dem Scheitelpunkt der Concavität entfernt sind. Für die Aussenwand ist dieses sofort ersichtlich, bei der Radialwand verhält sich die Sache deshalb so,

weil nach innen die Wellencurven immer flacher werden und schliesslich in der Mitte der Wand in eine gerade Linie übergehen. Je flacher aber die Wellenlinien werden, desto schwächer wird der Druck in den concaven Particen in tangentialer Richtung wirken. Aus allen diesen Gründen muss also der aus diesen mannigfaltigen Spannungsverhältnissen in den Radial- und Aussenwänden resultirende tüpfelähnliche Canal ungefähr die Form eines Kegels erhalten, der nach aussen abgestumpft ist.

Die Axe des Kegels wird etwa mit der Halbirungslinie des kleinsten Winkels, den die gewellte Radialwand mit der Aussenwand bildet, zusammenfallen.

Alle diese zunächst aus theoretischen Folgerungen gewonnenen Resultate finden bei genauer anatomischer Untersuchung der fertigen Zustände sowohl als auch durch die Entwickelungsgeschichte ihre volle Bestätigung. Nur auf Grund dieser Uebereinstimmung der theoretischen Annahmen und der wirklichen Verhältnisse schien es mir gerechtfertigt zu sein, eine derartige Erklärung für jene eigenthümlichen Tüpfelbildungen zu geben, nach welcher sie ihrer Entwickelungsgeschichte nach Nichts mit den echten der Diosmose dienenden Poren zu thun haben, sondern als eine naturgemässe Folge anderer zweckdienlicher Einrichtungen aufzufassen sind.

Die Mehrzahl der Tüpfel auf Aussenwänden von Epidermiszellen, die bisher bekannt geworden sind, ist zurückzuführen auf Wellungen der Radialwände. Allgemein verbreitet finden sich dieselben in der Familie der Gräser. Sowohl die Epidermis der Stengel wie die der Blätter und Blattscheiden ist mit solchen Poren in den Wellungen der Radialwände versehen. Dadurch, dass in älteren Stadien diese Wände verhältnissmässig stark verdickt werden, hat es bei oberflächlicher Betrachtung oft den Anschein, als ob gar keine Wellungen vorhanden wären. Man kann jedoch stets bei genauer Untersuchung den welligen Verlauf der Mittellamelle nachweisen.

Die Angabe Mohl's, dass bei Elymus arenarius[1]) nicht blos in den Wellungen sich Poren vorfänden, sondern dass solche auch auf der übrigen Aussenfläche zerstreut seien, kann ich nicht bestätigen.

---

1) Ueber die Cuticula der Gewächse. Verm. Schriften S. 262.

Es ist diese Angabe Mohl's, die sehr oft citirt worden ist, ebenso auf einem Irrthume zurückzuführen, wie seine in derselben Abhandlung[1]) gemachte Bemerkung über Hakea gibbosa, die bekanntlich Nägeli bereits berichtigt hat.

Die Poren, welche Mohl bei Elymus arenarius auf der Aussenwand gesehen haben will, gehören derselben gar nicht an, sondern es sind diejenigen, welche sich auf den Innenwänden der Epidermiszellen vorfinden. Da der Zwischenraum zwischen Aussen- und Innenwand ein sehr geringer ist, so hat es auf Flächenschnitten, zumal bei schwächerer Vergrösserung, den Anschein, als ob die Poren sich in der Aussenwand befänden. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man den wahren Sachverhalt sofort; man sieht ausserdem noch, dass da, wo Bastbündel direct unter der Epidermis liegen, stets ein schief gestellter spaltenförmiger Tüpfel der Bastzellwand mit dem kreisrunden der Epidermiszellwand correspondirt. Ein solches Verhalten wäre natürlich nicht möglich, wenn sich die Tüpfel wirklich auf der Aussenwand befänden. Auch Quer- und Längsschnitte lassen nicht den geringsten Zweifel darüber bestehen, dass die Angabe Mohl's auf einem Irrthum beruht.

Ganz dasselbe gilt für alle anderen Gräser, welche ich untersuchte. Soweit mir bekannt geworden ist, macht nur Bambusa, worauf ich später noch zu sprechen kommen werde, darin eine Ausnahme.

Ebenso wie die Gräser verhalten sich sehr viele Juncaceen und und Cyperaceen. Unter den Farnkräutern besitzen nach den Angaben von Mettenius manche Hymenophylleen derartige Poren. Auch bei den anderen Abtheilungen der Farnkräuter ist die Wellung sowohl der ganzen Radialwände als auch nur des äusseren Theiles derselben in den Epidermiszellen der Blätter eine häufige Erscheinung. In all den Fällen, wo nur Wellungen des äusseren Theiles der Radialwände auftreten, finden sich in älteren Zuständen je nach der geringeren oder stärkeren Verdickung der Wände engere oder weitere bei durchfallendem Lichte röthlich aussehende Stellen, die den bei Gräsern, Juncaceen u. s. w. vorhandenen Poren vollkommen analog sind. Weitere Beispiele solcher Poren bieten die Equiseten

1) a. a. O. S. 264.

und manche Coniferen, hauptsächlich die Arten der Gattung Abies dar.

Eine eigenthümliche Gestalt besitzen die Epidermiszellen der Blätter von Amaryllis formosissima.

Hier sind die Wellungen nur auf die schmalen Querwände beschränkt, die Längswände bleiben vollkommen gerade. An den Stellen, wo zwei Epidermiszellen in der Vertikalrichtung aneinander stossen, ist die trennende Querwand in ihrem äusseren Theile ein- oder zweimal wellig hin und her gebogen. Diese Wellungen greifen gewöhnlich auf die darüber oder darunter liegende, nicht selten jedoch auch auf die rechts und links angrenzenden Epidermiszellen über. Das weiter vorschreitende Dickenwachsthum führt dann ebenfalls zur Bildung porenähnlicher Canäle.

Auch da, wo Epidermiszellen mit den Querwänden an Spaltöffnungen anstossen, finden sich häufig derartige Tüpfel vor.

Unter den Dicotylen ist eine ziemliche Anzahl von Pflanzen bekannt, die ebenfalls solche Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen besitzen. De Bary giebt in seiner vergl. Anatomie[1]) eine Reihe solcher Pflanzen an, ebenso Kraus in seiner Abhandlung „Ueber den Bau der Cycadeenfiedern".[2])

In all den angeführten Fällen lässt sich das Vorkommen von Poren auf frühere vorhandene Wellungen zurückführen.

Wesentlich Neues bieten daher alle diese Pflanzen nicht dar, weder in der Entwickelungsgeschichte noch in der späteren Ausbildung der Poren. Von der Stärke der Wellung im Jugendzustande ist es natürlich abhängig, ob im fertigen Zustande die Poren als enge Canäle oder nur als schwache Andeutung davon vorhanden sind. Ich halte es für unthunlich, jeden einzelnen Fall näher zu beschreiben, da hierzu fortwährend Wiederholungen nöthig wären; auch schien es mir überflüssig zu sein, noch mehr Beispiele anzuführen, da es mir weniger darum zu thun war, neue Thatsachen, die nichts wesentlich Neues darbieten, beizubringen, als vielmehr darum, für die bereits bekannten auf Grund der Entwickelungs-

1) S. 74.
2) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IV, S. 318, 319.

geschichte sowohl als auch der Betrachtung der fertigen Zustände eine ungezwungene Erklärung zu geben.

Eine andere Art von Tüpfeln an der Aussenseite von Epidermiszellen ist, wie bereits oben erwähnt wurde, auf das Vorkommen von Faltungen zurückzuführen. Betrachten wir nun den Verlauf des Dickenwachsthums, wie er sich hierbei gestalten wird.

Die Fälle von Faltungen, welche mir bei meinen Untersuchungen bekannt geworden sind, ebenso diejenigen, welche Mettenius bei den amphimorph-divaricaten Zellen der Hymenophylleen angiebt, sind alle zugleich von schwachen Wellungen der Radialwände begleitet. In sehr jugendlichen Stadien zeigen sich noch keine Faltungen, sondern es sind nur schwache Wellungen vorhanden. Diese Wellungen nehmen jedoch nicht weiter an Stärke zu, sondern es bildet sich an dem Scheitelpunkte jedes Wellenberges eine mehr oder weniger in das Lumen hervorragende Faltung.

Es sind also auch wieder ganz ebenso, wie bei den Wellungen allein, die Partieen der Wände, wo die Concavitäten der Wellungen liegen, am wenigsten geeignet für die Einlagerung neuer Micelle. Etwas anders gestaltet sich jedoch die Verengung der zwischen einzelnen Faltungen enthaltenen dreiseitig prismatischen Zwischenräumen, da hier von Beugungspunkten der Wellencurve in dem Sinne, wie oben, nicht die Rede sein kann. Die Verhältnisse sind deshalb hier etwas einfacher. Die durch Faltung hervorgerufenen dreiseitigen Stützen werden sich nach beiden Seiten hin gleichmässig verdicken, so dass der dazwischen liegende Raum immer enger wird. An den Stellen jedoch, wo die Concavität der ursprünglich vorhandenen Wellungen liegt, wird das Dickenwachsthum der Radialwand weniger lebhaft vor sich gehen. Das Resultat wird also auch hier ein ähnliches wie bei den Wellungen sein, indem schliesslich durch einen derartigen Verdickungsprozess ebenfalls enge Hohlräume geschaffen werden, die in die verdickten Radial- und Aussenwände hineinragen. Sie werden von der Fläche gesehen aus optischen Gründen einen röthlichen Schimmer zeigen und in Folge dessen wie echte Poren aussehen. Ungefähr dasselbe würde wohl auch erfolgen, wenn jene Stützen nicht auf Faltungen zurückzuführen, sondern als

Verdickungsleisten, die den radialen Wänden ansitzen, aufzufassen wären.

Wie aus den obigen Literaturangaben zu sehen ist, hat bereits Mettenius eine ganze Reihe solcher Tüpfelbildungen bei Hymenophylleen nachgewiesen.

Ich kann diesen Beispielen noch Picea excelsa und einige andere Picea-Arten, ferner Equisetum hiemale hinzufügen. Bei dieser Equisetum-Art kommen allerdings auch noch netzartige Verdickungen vor, die mit jenen Stützen in Zusammenhang stehen, worauf ich später noch zurückkommen werde. Ausserdem kann ich für Equisetum hiemale nicht als sicher hinstellen, dass die dreiseitigen Stützen als Faltungen zu betrachten sind, da es mir nicht gelang, durch Quellungsmittel dieselben in Wellungen überzuführen oder eine scharf abgegrenzte Mittellamelle zu unterscheiden. Da es aber wie ich bereits zeigte, für den Verdickungsmodus ziemlich gleichgültig ist, ob Faltungen oder leistenartige Verdickungen vorliegen, so sind diese Fälle immerhin hierher zu rechnen, zumal auch hier immer erst schwache Wellungen auftreten. Auf jedem Wellenberg bildet sich dann ganz wie bei Picea eine solche Stütze, wodurch ein regelmässiges Alterniren der Tüpfel im fertigen Zustande hervorgerufen wird.

An den oberirdischen Stengeln von Equisetum hiemale kommen übrigens auch Tüpfel vor, welche Wellungen allein ihren Ursprung verdanken; jene dreieckige Stützen sind hier nicht vorhanden.

Je älter die Blätter von Picea werden, desto weniger deutlich werden die Tüpfel, da sich die Verschiedenheit des Dickenwachsthums allmälig auszugleichen scheint, so dass schliesslich nur noch schwache zackenartige Ansätze an den Radialwänden zurückbleiben. Ganz dasselbe Verhalten, wie bei Picea, habe ich auch bei einer nicht näher bestimmten Art von Cunninghamia gefunden, nur bin ich auch hier nicht sicher, ob die dreiseitigen Stützen Faltungen oder Verdickungsleisten sind.

Es giebt nun noch, wie bereits erwähnt wurde, einen dritten Fall von Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen, bei dem dieselben ebenfalls die Folge einer anderen nützlichen Einrichtung im Baue der Epidermiszellen sind. Nicht blos solche Stützen, wie sie im Vorhergehenden beschrieben wurden, dienen dazu, die Epi-

dermis gegen die schädlichen Wirkungen starker Verdunstung zu schützen, sondern auch noch andere Aussteifungseinrichtungen haben diesen Zweck. So können netzartige Verdickungen oder Faltungen der Aussenwände im jugendlichen Stadium einen ebenso wirksamen Widerstand gegen Collabiren oder Eindrücken der Wände leisten.

Solche netzartige Verdickungen oder netzartige Faltungen scheinen seltener vorzukommen wie die Wellungen und Faltungen der Radialwände; sie finden sich vorzugsweise in den Blättern mancher Cycadeen, Coniferen und an manchen Partieen der Equisetenhalme, ausserdem nach Mettenius bei vielen Hymenophylleen.

Die Art und Weise, wie in Folge der netzartigen Verdickungen schliesslich enge Porenkanäle entstehen, ist aus dem Verlauf des Dickenwachsthums leicht zu erkennen. In ganz jugendlichen Stadien sind die Maschen zwischen den netzartigen Verdickungsleisten noch ziemlich weit, bei fortschreitendem Dickenwachsthum werden dieselben immer enger und schliesslich entstehen im fertigen Zustande jene engen Tüpfel.

Das beste Beispiel für diese Art von Poren bieten die Blätter der Cycas-Arten. Sowohl in den Epidermiszellen der Blätter als auch in denen der Blattstiele finden sich zahlreiche meist längs der Radialwände verlaufende Poren in den Aussenwänden. Auf Quer- und Längsschnitten sieht man deutlich, dass Porenkanäle, ungefähr von der Form abgestumpfter Kegel, in die ziemlich starken Verdickungen der Aussenwände hineinragen. Dieselben reichen aber niemals bis direkt an die Cuticula, sondern gehen kaum bis über die Hälfte der Verdickung hinaus. Macht man durch Quellungsmittel auf Querschnitten den Schichtenverlauf sichtbar, so zeigt sich, dass nicht, wie bei echten Poren, die Verdickungsschichten an den Wandungen der Porenkanäle plötzlich abbrechen, sondern dass sie sich ganz allmälig auskeilen; dass die Verdickungsschichten verlaufen, wie es in Fig. 8 dargestellt ist.

Diese Art der Verdickung stimmt mit der Entwickelungsgeschichte vollkommen überein. Schon in ziemlich jungen Stadien zeigen sich in den Epidermiszellen und zwar nicht blos in den Aussenwänden, sondern auch an den radialen und Innenwänden netzartige Verdickungen mit weiten Maschen, so dass also die Epidermiszelle eine ähnliche Structur besitzt, wie sie sich in den netzfaserartig verdickten

Tracheïden findet. Die Netzfasern der Aussenwand werden nun mit zunehmendem Dickenwachsthum stärker und verbreitern sich ausserdem, so dass die zwischen ihnen befindlichen Maschen allmälig immer enger werden und schliesslich im fertigen Zustande als enge Porenkanäle erscheinen. Die Art ihrer Entstehung erklärt auch, weshalb sie vorzugsweise längs der Radialwände auftreten, denn die gegenseitigen Vereinigungen der von den Radialwänden immer einzeln ausgehenden Netzfasern liegen regelmässig in der Mitte der Aussenwand und es treten hier zwischen den einzelnen Fasern nur selten Maschen auf.

Derartige netzartige Verdickungen sind unter den Cycadeen, soweit mir bekannt geworden ist, nur bei Arten der Gattung Cycas vorhanden; die übrigen Gattungen besitzen dieselben nicht. Bei Stangeria paradoxa finden sich zwar Poren in den Aussenwänden, aber dieselben sind nicht auf netzartige Verdickungen, sondern auf Wellungen der Radialwände zurückzuführen, wie auch schon aus der von Kraus gegebenen Abbildung ersichtlich ist. Es finden sich in Folge der Wellungen Poren, die längs der Radialwände verlaufen und ganz mit den bereits beschriebenen bei Gräsern u. s. w. übereinstimmen.

Auch bei manchen Coniferen sind derartige netzartige Verdickungen vorhanden. Sie finden sich in den Blättern mehrerer Pinus-Arten, P. silvestris, P. Cembra, P. Pumilio, ferner bei Cedrus Deodora; jedoch sind nicht alle Oberhautzellen mit derartigen Verdickungen der Aussenwände versehen, sondern nur diejenigen, welche in der Nähe der Spaltöffnnngen liegen. In den anderen Epidermiszellen sind allerdings ebenfalls Poren auf den Aussenwänden vorhanden, aber dieselben entstehen durch Wellung der Radialwände und stehen deshalb längs der letzteren. Auf den übrigen Partieen der Aussenwände finden sich keine Poren, obwohl es auf Flächenschnitten oft den Anschein hat, als ob Tüpfel vorhanden wären. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich stets, dass es, ähnlich wie Elymus arenarius, die Poren der Innenwand sind, welche die Täuschung veranlassen.

Die in der Nähe von Spaltöffnungen liegenden Zellen haben im jugendlichen Zustand sehr weite Maschen zwischen den Netzfasern und die letzteren sind ganz schmal; dabei sind die Netzfasern gewöhnlich sehr unregelmässig angeordnet, so dass die Maschen bald

breit spaltenförmig, bald auch mehr kreisförmig erscheinen. In Fig. 5 sind die betreffenden Zellen von Pinus silvestris dargestellt. Später werden die Maschen ganz wie bei Cycas allmälig enger und schliesslich bleiben nur noch schmale Spalten oder enge Löcher übrig.

In einigen Fällen war es mir sehr wahrscheinlich, dass das weiter vorgeschrittene Dickenwachsthum sogar zum Verschliessen der Poren führe, da beim Einlegen der Schnitte in Schwefelkohlenstoff oft in einige Poren der Zelle diese Flüssigkeit sofort eindrang, in andere dagegen nicht. Erst nachdem die Schnitte längere Zeit, etwa einen Tag, in Schwefelkohlenstoff gelegen hatten, waren alle Poren damit gefüllt.

Noch deutlicher zeigte sich dieses Verhalten bei den Knospenschuppen einiger Pinus-Arten, an deren Epidermis ebenfalls solche durch anfänglich netzartige Verdickungen hervorgerufene Poren vorhanden sind. Sofort nach dem Einlegen war etwa nur die Hälfte der Poren mit Schwefelkohlenstoff erfüllt, die übrigen hatten das frühere röthliche Aussehen beibehalten und erst, nachdem die Schnitte etwa einen Tag lang oder noch länger in der Flüssigkeit gelegen hatten, zeigte sich die charakteristische schwach bläuliche Farbe, wie sie durch das Eindringen von Schwefelkohlenstoff in Porenkanäle hervorgerufen wird. Die Schnitte wurden stets erst längere Zeit mit Aether behandelt und dann erst in Schwefelkohlenstoff gelegt.

Der Umstand, dass der Schwefelkohlenstoff unter solchen Verhältnissen in manchen Poren erst nach längerer Zeit, in andere dagegen, die derselben Zelle angehören, sofort eintritt, spricht dafür, dass die ersteren durch das Dickenwachsthum zum Theil verschlossen wurden. Man muss annehmen, dass der Schwefelkohlenstoff nach längerer Zeit durch die Zellmembran hindurch zu dringen und so die vorhandene Höhlung auszufüllen vermag, was ja sehr leicht möglich ist. Obwohl hiernach ein Verschluss der Poren als wahrscheinlich anzusehen ist, so kann es doch nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit anatomisch bestätigt werden; es ist mir nicht gelungen, auf Quer- oder Längsschnitten diese Frage sicher zu entscheiden.

Auch bei einigen Equiseten finden sich Tüpfel in den Aussenwänden der Epidermiszellen; wie schon oben erwähnt wurde, sind die Radialwände in ihrem äusseren Theile stark gewellt und es

treten in Folge dessen im fertigen Zustande in allen Epidermiszellen Poren auf, die denen bei den Gräsern ganz analog sind. Ausserdem aber besitzen manche Equiseten, z. B. E. hiemale, E. variegatum, E. limosum auch noch an bestimmten Stellen des Stengels netzartige Verdickungsleisten an der Aussenwand der Oberhautzellen.

Am schönsten sind diese ausgebildet am Rhizom von E. hiemale. Wellungen der Radialwände sind auch hier anfänglich vorhanden, später gehen aber, ähnlich wie bei den Coniferen, von jedem Wellenberg aus Verdickungsleisten quer über die Aussenwände hinweg nach den Wellungen der anderen radialen Längswand der Zelle.

Diese Verdickungsleisten werden bald ziemlich stark, so dass die Zelle aussieht, als wenn sie in lauter niedrige Querfächer getheilt wäre. Die Leisten bilden jedoch nicht immer nur eine solche leiterartige Verdickung der Aussenwand, sondern sie verbinden sich auch öfters und gewähren dann mehr das Aussehen eines Netzes mit kleineren und grösseren Maschen. Im fertigen Zustande finden sich die Maschen oder Spalten zwischen den Verdickungsleisten stark verengt, so dass sie ein ähnliches Bild geben, wie die spaltenförmigen Poren der den Spaltöffnungen benachbarten Zellen der Pinus-Arten. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei E. variegatum und E. limosum an denjenigen Partieen der Stengel, die in der Nähe der Scheiden liegen oder von denselben bedeckt sind, also direct über den Stellen, wo das intercalare Wachsthum stattgefunden hat.

Eine eigenthümliche Art der Verdickung ist noch zu erwähnen, die sich an den Aussenwänden der Blattepidermiszellen einiger Epacrideen, Arten der Gattungen Epacris und Leucopogon, vorfinden. Am deutlichsten zeigt dies Epacris paludosa. Zunächst sind hier ebenfalls Wellungen des äusseren Theils der Radialwände vorhanden und deshalb in älteren Stadien Poren, die mit denen der Gräser übereinstimmen. Ausserdem aber finden sich zahlreiche sehr verschiedenartig gestaltete porenähnliche Spalten auf der übrigen Aussenwand. Sie besitzen fast nie einen kreisförmigen Umriss, sondern in den meisten Fällen die Form von unregelmässigen nach allen Richtungen hin verlaufenden Spalten. Von der Fläche gesehen bietet

die Epidermis der Blätter etwa das Bild dar, wie es in Fig. 6 dargestellt ist.

Nicht selten laufen diese Spalten von den in den Wellungen sich befindenden Poren aus. Auf Querschnitten sieht man, dass die Spalten nicht bis an die hier sehr mächtige Cuticula, sondern nur etwa bis zur Hälfte der Verdickungsschichten gehen. (Vgl. Fig. 7.)

Macht man durch Quellungsmittel den Schichtenverlauf sichtbar, so zeigt sich sehr deutlich, dass die einzelnen Schichten in mehr oder weniger stark gebogenen Wellenlinien an den Stellen, wo jene Spalten sich vorfinden, verlaufen und sich nicht plötzlich sondern ganz allmälig an der Wandung der Spalten auskeilen. Auch ist die Weite der Spalten, da, wo sie an das Lumen der Zelle angrenzen, gewöhnlich doppelt so gross, als an ihren nach aussen liegenden Enden. In jungen Stadien sind diese Spalten auch etwa doppelt so weit wie später, so dass die Verdickung der Aussenwand auch hier als eine netzartige, aber sehr unregelmässige anzusprechen ist. Aehnliche finden sich bei Epacris grandiflora und E. splendens, doch sind hier, hauptsächlich bei der letzteren Art, die Spalten enger wie bei E. paludosa. Bei der anderen bereits genannten Gattung Leucopogon ist die Verdickung der Aussenwand noch eigenthümlicher wie bei Epacris. Man findet hier verschiedene Fälle; entweder ist die Aussenwand in ihrer ganzen Ausdehnung gegenüber den Seitenwänden verhältnissmässig schwach verdickt oder es laufen ein oder zwei, selten mehrere breite Verdickungsleisten auf derselben hin, die sich meist an einigen Stellen vereinigen.

In dem letzteren Falle entstehen Spalten, die gewöhnlich sich über die ganze Länge der Aussenwand erstrecken. Ausserdem ist die ganze Epidermis mit einer sehr starken Cuticula bedeckt, die an ihrer Innenseite zahlreiche Risse und Spalten besitzt, in welche die Cellulosemembran der Aussenwand hineinragt. Hierdurch gewinnt es auf Flächenschnitten den Anschein, als ob zahlreiche mannigfaltig gestaltete kleine Poren in den Aussenwänden vorhanden wären, da durch das Eindringen der schwächer lichtbrechenden Cellulose in die Cuticula die Risse und Spalten der letzteren ein röthliches Aussehen bekommen, ähnlich wie dies bei Hakea gibbosa der Fall ist.

Untersucht man die Epidermiszellen von Leucopogon Cunninghamii

auf Querschnitten, so sieht man sofort, dass die Cuticula sehr zerrissene Contouren zeigt und die Cellulose stets diese Unebenheiten ausfüllt.

Aehnlich wie Leucopogon Cunninghamii verhält sich auch L. Richii. Auch diese Art der Verdickung, wie wir sie bei Leucopogon und Epacris finden, ist nicht als eine solche aufzufassen, die etwa den Verkehr der Epidermiszellen mit der angrenzenden Luft erleichtern soll.

Eine derartige Erleichterung würde gänzlich verhindert werden durch die starke Cuticula, und dies ist auch erklärlich, wenn man bedenkt, dass gerade die genannten Epacrideen in den trockensten Gegenden einheimisch sind.

Alle im Vorhergehenden besprochenen Fälle von Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen lassen sich also in ganz ungezwungener Weise erklären, ohne dass man etwa anzunehmen brauchte, diese Tüpfel hätten dieselbe Function wie die im Innern der Gewebe vorkommenden und ohne dass man daraus denselben Schluss, wie Hofmeister (l. c. p. 171), ziehen müsste.

Immerhin bleiben aber noch zwei Fälle übrig, bei denen man eine derartige Erklärung nicht zu geben vermag. Es sind dies zunächst die bereits erwähnten Poren in den Epidermiszellen des Stengels und der Blattscheiden von Bambusa und sodann diejenigen, welche in der Epidermis der Luftknollen mancher Orchideen sich finden. Bei Bambusa sind sowohl an den Blattspreiten wie auch an den Stengeln und Blattscheiden die Radialwände der Epidermiszellen in ihrem äusseren Theile gewellt und aus diesen Wellungen resultiren im fertigen Zustande dieselben porenähnlichen Gebilde wie bei den übrigen Gräsern. Ausserdem aber finden sich noch Tüpfel auf den übrigen Partieen der Aussenwände mit Ausnahme derjenigen die der Blattspreite angehören. Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung ergiebt, dass die Entstehung und auch die weitere Ausbildung derselben vollkommen übereinstimmt mit derjenigen der echten Poren.

Es werden in sehr jungen Stadien schon kleine kreisrunde Stellen sichtbar, an denen die Wand sich nicht weiter verdickt; im fertigen Zustande sind die Poren oft verzweigt und durchsetzen die Verdickungsschichten, die sich an den Porenwandungen plötzlich aus-

keilen, ziemlich senkrecht. Auf dem Querschnitt erscheinen die Poren, da die Wände convex nach aussen gewölbt und die Verdickungsschichten demgemäss in Bogen verlaufen, als enge Kanäle, die wie orthogonale Trajectorien zu den Curven der Verdickungschichten ähnlich wie die Risse in einem Stärkekorn verlaufen. Da die ganzen Wände sehr stark verkieselt sind, so ist wohl auch hier nicht anzunehmen, dass die Poren in den älteren Stadien dieselbe Function wie echte Tüpfel haben; ausserdem aber wären, wenn durch dieselben etwa eine Verbindung mit der äusseren Luft erzielt werden sollte, Stengel und Blattscheiden viel weniger zu einem derartigen Verkehr geeignet wie Epidermis der Blattspreite; an der letzteren sind aber solche Poren nirgends zu finden.

Im jugendlichen Zustande, wo eine Verkieselung der Epidermiszellwände noch nicht eingetreten ist, dieselben auch noch weniger verdickt sind, liegen Scheiden und Stengel ganz eng aneinander, die Cuticula ist noch sehr zart und zwischen den aufeinanderliegenden Scheiden und auch zwischen dem Stengel und der umschliessenden Scheide kann in Stadien, in denen diese Organe noch im lebhaften Wachsthum begriffen sind, recht wohl eine Diosmose des Zellsafts in den Epidermiszellen der direkt aneinanderstossenden Stengel und Scheiden stattfinden.

Später, wenn dieselben ausgebildet und ihre Wände stark verkieselt sind, ist natürlich ein solcher Verkehr nicht mehr möglich und die noch vorhandenen Poren sind höchst wahrscheinlich als funktionslos zu betrachten.

Ebenso wie bei Bambusa verhält sich die Sache bei den Luftknollen einiger Orchideen aus den Gattungen Oncidium, Stanhopea, Lycaste, Gongora. Die Radialwände der Epidermiszellen sind hier ebenfalls gewellt, aber nicht blos in ihrem äusseren Theile, sondern auf der ganzen Fläche. Poren, durch Wellungen hervorgerufen, können also hier nicht vorkommen, obwohl es im fertigen Zustande an manchen Stellen so scheint. In jungen Stadien sind die Wände sehr dünn und die Cuticula sehr zart; bei eintretendem Dickenwachsthum bleiben kleine kreisrunde Stellen der Aussenwände so dünn wie früher; wird die Wand noch weiter verdickt, so entstehen schliesslich die engen Porenkanäle, wie sie sich im fertigen Zustande vorfinden. Da diese Poren oft sehr nahe an den Radialwänden und

zwar hauptsächlich an den concaven Stellen der Wellungen auftreten, so kommen sie später in die Verdickungsschichten derselben zu liegen und gehen so, da sie zugleich mit dem Lumen in Verbindung bleiben, schief von innen nach aussen. Sie sehen also ganz ähnlich aus, wie die durch Wellungen des äusseren Theils der Radialwände entstandenen.

Die Luftknollen dieser Orchideen sind nun stets in ihrer Jugend von dicht anliegenden Blättern eingehüllt, dabei sind die Aussenwände der Epidermiszellen noch äusserst zart. Es ist also auch hier ein diosmotischer Verkehr zwischen den Knollen und den umgebenden Blattorganen leicht möglich, für das Vorhandensein eines solchen spricht auch der Umstand, dass sich stets in den Jugendstadien zwischen den Knollen und den umgebenden Blättern eine schleimige Flüssigkeitsschicht vorfindet.

Sind die Knollen ausgewachsen, so fallen die sie umgebenden Blätter ab und die Epidermiszellen sind nunmehr mit einer ausserordentlich starken Cuticula überdeckt. Die ursprünglich nützlichen Poren in den Cellulosewänden sind in diesem Zustand noch als enge Canäle vorhanden, aber jedenfalls functionslos. Die Epidermiszellen der Blätter besitzen bei keiner der vorgenannten Orchideen solche Poren.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Schematische Darstellung einer gewellten Radialwand von aussen gesehen. Die Richtung der Pfeile giebt an, wo in Folge der Biegung der stärkste Druck senkrecht zur Fläche der Membran vorhanden ist. b Beugungspunkte der Curve; m Maxima und Minima derselben.

Fig. 2. Schematische Darstellung vom Verlaufe des Dickenwachsthums in einer gewellten Radialwand von aussen gesehen. Die einzelnen Linien geben die aufeinanderfolgenden Stadien des Dickenwachsthums an. Die breiteste Linie stellt die Mittellamelle und den früheren Verlauf der noch unverdickten Membran dar.

Fig. 3. Schematische Darstellung einer mit gewellten Radialwänden versehenen Epidermiszelle im Querschnitt. Die Richtung der Pfeile deutet an, wo der stärkste Druck senkrecht zur Fläche der Membran herrscht.

Fig. 4. Schematische Darstellung des Dickenwachsthums bei einer Membran, wie sie in Fig. 3 dargestellt ist. Die schraffirte Schicht giebt die Cuticula an.

Fig. 5. Epidermiszellen der Nadeln von Pinus silvestris, die in der Nähe der Spaltöffnungen liegen. S Vorhöfe der Spaltöffnungen.

Fig. 6. Epidermiszellen des Blattes von Epacris paludosa (Oberseite).

Fig. 7. Querschnitt durch die Epidermis des Blattes von Epacris paludosa (Oberseite).

Fig. 8. Querschnitt durch eine Blattepidermiszelle von Cycas revoluta, der den Verlauf der Verdickungsschichten zeigt. Die Cuticula ist schraffirt.

Nachträgliche Bemerkungen zu dem Befruchtungsact von Achlya.

Von

N. Pringsheim.

Zu dem Aufsatze über den Befruchtungsact von Achlya und Saprolegnia, welchen ich in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie der Wissenschaften[1]) veröffentlicht habe, folgen hier noch einige nachträgliche Bemerkungen. Sie sind veranlasst durch die neueren Publicationen, welche auf meinen Aufsatz Bezug nehmen und werden vielleicht zur Aufklärung über die Punkte beitragen, welche Widerspruch hervorgerufen oder zu Meinungsverschiedenheiten Veranlassung gegeben haben. —

I. In einer Notiz im Botanischen Centralblatte, Bd. XII, No. 10, über Parasiten in Saprolegnieen stellt Herr Zopf die Behauptung auf, dass die von mir in den Antheridien der Saprolegnieen aufgefundenen Plasmabildungen mit amöboider Bewegung eingewanderte „parasitische Amöben" sind. Er schliesst seine Thesen mit dem Satze: „Die vorstehenden Beobachtungen und Experimente zwingen „mich zu der Annahme, dass Pringsheim's kleine und grosse Sperm-„amöben Parasiten sind."

Nun ist aber von kleinen und grossen Spermamöben in meinem Aufsatze gar nicht die Rede. Die Behauptung, dass unter den von mir als Spermamöben bezeichneten Plasmagebilden zweierlei Bildungen und zwar „kleine und grosse Amöben" zu verstehen

---

1) Jahrgang 1882, Seite 855.

und zusammengeworfen sind, wäre, wenn sie wahr wäre, wohl geeignet, gegen meine Auffassung Bedenken zu erwecken. Allein diese Behauptung ist falsch und ganz willkürlich von Zopf in meine Beobachtungen hineingetragen.

Herr Zopf hebt selbst hervor, dass seine grossen Amöben und die aus ihnen entstehenden Kugeln zwischen den Oosporen, die auch mir sehr wohl bekannt sind, mit den kleinen Amöben nichts zu thun haben, und es wird gewiss kein Zweifel darüber bsstehen können, dass diese sogenannten grossen Amöben nicht zu den Saprolegnieen gehören, in deren Culturen sie vorkommen.

Die Hereinziehung derselben in die Discussion kann daher nur Verwirrung hervorrufen. Für diese trägt aber Herr Zopf allein die Verantwortung, und ich muss deshalb vor Allem und zunächst die grossen Amöben wieder ausscheiden und den thatsächlichen Inhalt meiner Angaben richtig wiederherstellen.

Wie bereits bemerkt, spreche ich selbst nirgends in meinem Aufsatze von kleinen und grossen Spermamöben, sondern überall nur von einerlei Plasmabildungen mit amöboider Bewegung, die ich durchweg als gleichartig und von äusserst geringer Grösse beschreibe, und an welchen ich endlich, wie ich gleich hervorheben will, keinerlei weitergehende Differenzirung oder besondere Organisation, weder Kern, noch Membran, noch contractile Blase, oder auch nur eine constante Vacuole beobachtet habe. Eine Vergleichung meiner wirklichen Angaben zeigt auch sofort, dass Zopf nur durch eine ganz eigenmächtige Interpretation meiner Figur 12a dazu gelangt ist, von Pringsheim'schen kleinen und grossen Spermamöben zu reden.

In seiner These 17 heisst es: „Meine grossen Amöben entsprechen „in ihrer Grösse den von Pringsheim Fig. 12a abgebildeten."

In der Figur 12 sind aber von mir gar keine Amöben oder amöboide Plasmabildungen abgebildet, und weder in meinem Texte noch in der Figuren-Erklärung ist irgend ein Wort zu finden, welches zu einer solchen Deutung Veranlassung geben konnte. Die Figur 12 meiner Tafel hat mit der ganzen Frage der Spermamöben nichts gemein. Sie soll blos eine von mir gemachte Beobachtung illustriren, welche nach meiner Auffassung die Nothwendigkeit der Befruchtung bei Achlya colorata unmittelbar vor Augen legt.

Aus der Beschaffenheit der Oosporen in den Oogonien b und c in der Fig. 12 lässt sich nämlich schliessen, dass hier eine Befruchtung wirklich ausgeführt ist, weil die Oosporen in ihnen die bekannte, normale Structur reifer und befruchteter Oosporen der Pflanze haben. Dagegen erscheinen dieselben in dem Oogonium a auffallend und abnorm verändert, und dies erklärt sich hier nun, so wie ich es auffasse, aus dem Unterbleiben des Befruchtungsactes. Denn dieser ist hier augenscheinlich gar nicht ausgeführt worden, weil ja, wie es die Abbildung zeigt, als das Präparat angefertigt wurde, der Befruchtungsschlauch die Oosphären noch gar nicht erreicht hatte, daher auch mit ihnen nicht verwachsen konnte.

Von Spermamöben, und ob dieselben zur Zeit, als das Präparat zur Beobachtung kam, sichtbar waren, ist überhaupt nicht die Rede. Allein das Präparat wurde gezeichnet mehrere Wochen, nachdem dasselbe angefertigt war. Inzwischen hatte sich der Inhalt des Antheridiums bei a, wie dies oft während und nach der Präparation geschieht, contrahirt und war unregelmässig zusammengefallen. Doch habe ich selbst diesen zusammengefallenen Inhalt, den Zopf jetzt unberechtigter Weise und willkürlich mit seinen grossen Amöben identificirt, nirgends für eine Spermamöbe ausgegeben, und ich erkläre zum Ueberfluss hier noch wiederholt, dass von den grossen Amöben, von denen Zopf spricht, in meiner ganzen Abhandlung nirgends eine Rede ist, und dass ich selbst solche niemals im Innern geschlossener Antheridien der Saprolegnieen beobachtet habe.

Dies wird wohl zur Aufklärung über die grossen Amöben genügen.

Schwieriger schon ist das Verhältniss der sogenannten kleinen Amöben Zopf's zu den von mir beobachteten Plasmabildungen mit amöboider Bewegung klar zu stellen.

Hier sind wiederum die Bildungen innerhalb und ausserhalb der Antheridien wohl zu unterscheiden.

Nach den vorliegenden Angaben habe ich nicht einmal die volle Sicherheit gewinnen können, dass wir von denselben Bildungen im Innern der Antheridien reden und dass nicht vielleicht auch hier — wie bei den grossen Amöben — eine Verwechselung, oder doch

eine Vermengung von zweierlei Dingen im Spiele ist. Doch will ich von diesem Zweifel vor der Hand ganz absehen.

Was die sogenannten kleinen Amöben ausserhalb der Antheridien, von denen Zopf noch spricht, sein mögen, darüber kann ich, da über dieselben gar keine näheren Angaben gemacht werden und weder über ihren Bau, noch über ihre sonstige Beschaffenheit irgend etwas zu ihrer Charakteristik ausgesagt wird, auch kein Urtheil abgeben, nur muss ich ihre Identität mit den von mir innerhalb der Antheridien beobachteten Plasmabildungen in Abrede stellen.

Gehe ich nun — wie hier vorläufig geschehen soll — von der Voraussetzung aus, dass wir wenigstens dort, wo es sich um die Erscheinungen im Innern der Antheridien handelt, dieselben Bildungen im Auge haben, dann enthalten die vier ersten Thesen, in welchen Zopf unter Berufung auf die Autorität und die Zeugenaussage von Herrn Professor Kny und Herrn Carl Müller von der Auffindung sogenannter kleiner Amöben in den Antheridien der Saprolegnieen Nachricht giebt, nur die einfache Bestätigung meiner thatsächlichen Befunde. Dies erwähnt zwar Herr Zopf nicht, vielmehr muss die Form der Darstellung und die ungewöhnliche Herbeiziehung von Autoritäten und Zeugen den Eindruck eines stricten Widerspruches hervorrufen, allein es besteht doch augenscheinlich in der objectiven Beobachtung eine unleugbare Uebereinstimmung, die ich zum mindesten hier constatiren will.

Die einzige sachliche Differenz, die man etwa herauslesen könnte, ist für die Deutung der Beobachtungen nicht von Entscheidung und möge hier sogleich zur Erörterung kommen.

Nach meiner Angabe werden die Plasmabildungen in den Antheridien zur Zeit der Befruchtungsperiode als distincte Formen sichtbar. Zopf dagegen sagt — These 2 — „sie treten auf zu der „Zeit, wo die Oosporen bereits fertig und die Antheridien entleert „sind“.

Soll dies heissen, dass sie zur Zeit der Befruchtungsperiode noch nicht da sind, so muss ich diese Angabe als nicht richtig bezeichnen. Sie wäre übrigens, beiläufig bemerkt, mit ihrer Deutung als „parasitische Amöben“, wie ich weiter unten zeigen werde, schwer vereinbar. Auch bestätigen schon einige Figuren meiner Tafel meine eigene Angabe.

Soll aber der Satz 2 bei Zopf, den ich soeben angeführt habe, heissen, dass sie auch nachher, d. h. nach der ersten Befruchtungsperiode noch in den Sexualorganen gefunden werden, so ist dies zwar richtig, und gleichfalls aus meinen Figuren schon ersichtlich, allein für ihre Deutung als befruchtende Elemente oder Parasiten offenbar unwesentlich.

Die eigentliche Differenz liegt auch nicht in der Beobachtung, sondern in der Auffassung der fraglichen Bildungen, und diese spricht sich schon unmittelbar in dem gewählten Namen aus. Ich nenne sie Plasmabildungen mit amöboider Bewegung. Zopf dagegen spricht im Gegensatz hierzu von „Amöben“ und hält sie für von aussen eingedrungene parasitische Amöben.

Sind diese Bildungen aber wirklich Amöben, und sind sie Amöben zu nennen?

Irgend welche Gründe, die ihn berechtigen, oder bestimmen, sie Amöben zu nennen, führt Zopf gar nicht an. Er scheint es als selbstverständlich zu betrachten, dass sie Amöben sind, weil sie amöboide Bewegungen ausführen.

Wären freilich die sogenannten Amöben der Zoologen ein wohlumschriebener Kreis thierischer Organismen mit specifisch gut definirten Formen, und würde jede amöboide Plasmabildung, die zur Beobachtung gelangt, nothwendig in diesen Formenkreis sogenannter Protisten und Moneren gehören, dann könnten die fraglichen Bildungen vielleicht Amöben genannt werden.

Allein so liegt doch die Sache bekanntlich seit 30 Jahren und länger nicht. Amöboide Gestalts- und Ortsveränderung ist ja nicht auf die sogenannten eigentlichen Amöben beschränkt. Sie ist eine weit verbreitete, man könnte fast sagen allgemeine Eigenschaft vieler einfacher, nackter, plasmatischer Zellen, namentlich solcher, die der Vermehrung und Fortpflanzung bei Thieren und Pflanzen dienen, und findet sich auch an isolirten histologischen Structurelementen. Bekannte Beispiele liefern Blutzellen, Schwärmsporen, Samenkörper, thierische Eier. Dabei sehen farblose Blutzellen, Eizellen von Spongien, Samenkörper von Nematoden im beweglichen Zustande zur Zeit der Befruchtungsperiode, Myxamöben, Jugendzustände der Gregarinen, wenn man sie bloss nach ihrer äusseren Erscheinung beurtheilt, ganz wie Amöben aus, und bewegen sich genau so wie diese.

Wenn man früher auf Grund solcher Aehnlichkeiten noch Eizellen von Spongien für „parasitische Amöben" erklärte, und die Spermatozoiden der Thiere für „parasitische Vibrionen", so ist dies doch jetzt nicht mehr an der Zeit.

Auch die amöboiden Bildungen, die ich in den Antheridien der Saprolegnieen beschrieben habe, haben mit den wahren Amöben nur die amöboide Bewegung gemeinsam. Objectiv beurtheilt erscheinen sie eben nur als distincte Plasmabildungen mit amöboider Bewegung, und ihr morphologischer Werth muss erst aus ihrer Bildungsgeschichte, und aus den Bedingungen, unter denen sie auftreten, erkannt und bestimmt werden.

Hierauf gestützt, habe ich mich für ihre Zugehörigkeit zu den Saprolegnieen, in deren männlichen Sexualorganen sie auftreten, ausgesprochen.

Zopf bezweifelt dies und meint, dass sie parasitische Eindringlinge sind.

Hiermit tritt mir aber kein neuer Gesichtspunkt entgegen. Den möglichen Zweifel über ihre Bedeutung habe ich ja selbst erhoben, und ich selbst habe, was nur Zopf nicht erwähnt, die Hypothese des Parasitismus dieser Bildungen in meinem Aufsatze bereits eingehend besprochen und erwogen.

Dort heisst es Seite 871 (19): „Der Verdacht liegt ja hier, wie „in ähnlichen Fällen, nahe, dass die beschriebenen Spermamöben „vielleicht nicht zur Pflanze gehören, sondern irgendwie auf un„beachteten Wegen eingedrungene Parasiten sind."

Es kam daher nicht darauf an, diesen Verdacht des Parasitismus zu wiederholen, sondern es kam darauf an, die Gründe gegen denselben, die ich auf den folgenden Seiten (871—872) meines Aufsatzes zusammengestellt hatte, zu widerlegen, und die entscheidenden Beweise für ihn zu finden, die ich selbst nicht habe auffinden können.

Weder das Eine noch das Andere scheint mir in den Thesen von Zopf erreicht.

So einfach, wie vielleicht mancher Leser derselben es glauben möchte, dass es sich hier um leicht erkennbare, charakteristische „Amöben" handelt, liegt die Sache keineswegs.

Von frei lebenden Amöben, die bloss zufällig, etwa um Nah-

rung zu suchen, in die Antheridien eingedrungen sind, kann meiner Ansicht nach nicht die Rede sein.

Wäre die Auffassung von Zopf über die Erscheinungen an den Oosporen richtig, so würde dies allein genügen, um den Gedanken, dass hier Amöben vorliegen, zu zerstören. Von einem besonderen parasitischen Entwickelungsstadium der Amöben in Pflanzenzellen weiss man eben nichts, und Niemand, der die Amöben der Zoologen wirklich kennt, wird die hier besprochenen Bildungen ernstlich mit irgend einer beschriebenen Form derselben identificiren wollen.

Schon die wenigen Merkmale, die die wirklichen Amöben darbieten, genügen zur Unterscheidung.

Von den eigentlichen wahren Amöben unterscheiden sie sich schon durch den Mangel jeder erkennbaren Differenzirung und inneren Organisation. Sie zeigen weder Zellkern, noch contractile Blase, oder eine constante Vacuole, welche sonst doch die echten Amöben auszeichnen.

Zu den noch niedriger organisirten Protamöben Häckels kann man diese Bildungen gleichfalls nicht rechnen. Von den 3—4 Formen, die Häckel mit besonderen Namen belegt hat, weiss man nur, dass sie Protoplasmaklumpen ohne jede besondere Structur sind. Anhaltspunkte für die Identificirung sind absolut nicht vorhanden. Die vorhandenen Abbildungen erweisen ihre Verschiedenheit auf den ersten Blick, und dann unterscheiden sie sich schon mit Bestimmtheit durch ihre geringe Grösse. Selbst die kleinste der Protamöben, die Protamöba agilis ist ein wahrer Riese gegenüber den in den Antheridien vorkommenden Bildungen. Protamöba agilis hat einen Durchmesser von 0,04—0,06 mm; die amöboiden Plasmabildungen in den Antheridien sind höchstens 0,003—0,004 mm gross.

Wollte man trotzdem diese zwerghaften, amöboiden Plasmabildungen als eine neue Species von Amöben in die Systematik einführen und hierdurch das Chaos der Amöben noch vergrössern, so müsste man doch wenigstens ihre Selbstständigkeit irgendwie erweisen, und Zeit und Ort ihres Eintrittes in die Antheridien und ihres Austrittes aus denselben unter Erhaltung ihrer Merkmale bestimmen.

Als einen der Gründe gegen den Parasitismus führe ich deshalb in meinem Aufsatze Seite 871 (20) an, dass ich die von mir be-

schriebenen Bildungen ausserhalb der Antheridien nicht habe auffinden können, und dass sie auch in den Antheridien erst zur Zeit der Befruchtungsperiode deutlich unterscheidbar werden.

Ich könnte sie nun übersehen haben und Zopf, der gleichfalls ihr spätes Auftreten in den Antheridien betont, behauptet allerdings, dass er seine Amöben auch an anderen Stellen beobachtet hat. Allein das, was Zopf hierüber wirklich von den kleinen Amöben allein, um die es sich doch hier nur handeln kann, aussagt, klingt doch ziemlich unbestimmt. Seine These 8 lautet: „In den „vegetativen Schläuchen der Saprolegnieen finden sich Amöben, „welche mit den kleinen Amöben der Antheridien grosse Aehnlich-„keit zeigen."

Die grossen Amöben, die ja gar nicht hierher gehören, kommen hierbei nach dem bereits früher Gesagten vielleicht nicht in Frage; allein es concurriren hier zahlreiche parasitische Bildungen, vielleicht solche mit amöboiden Entwickelungsstadien, vielleicht auch Abkömmlinge jener grossen Amöben, die mit den genuinen amöboiden Bildungen in den Antheridien darum noch nicht zusammenhängen müssen, auch wenn sie einige Aehnlichkeit mit ihnen haben. Ich darf daher These 18—20, wo immer gleichzeitig von grossen und kleinen Amöben die Rede ist, und ebenso die Inficirungsversuche und die Beobachtungen an alten Culturen vorläufig ausser Acht lassen, so lange nicht genauer geschieden ist, was sich hier auf die grossen, was auf die kleinen Amöben bezieht, und namentlich, so lange die Identität der Zopf'schen kleinen Amöben ausserhalb der Antheridien mit den von mir in denselben beschriebenen Bildungen nicht besser als bisher festgestellt ist.

Vor Allem aber gebe ich Folgendes zu bedenken: Wären die kleinen Amöben, die Zopf an anderen Stellen beobachtet hat, wirklich identisch mit den von mir in den Antheridien aufgefundenen Bildungen und wären sie parasitische Eindringlinge, die, wie Zopf behauptet, durch die Membran in die Schläuche eintreten, so wäre gar nicht einzusehen, warum sie erst zur Befruchtungsperiode oder gar, wie Zopf sagt, erst nach derselben in den Antheridien auftreten, und warum nicht schon lange vorher Schläuche und männliche Aeste von ihnen erfüllt sind.

Von eingewanderten Amöben kann daher schwerlich die Rede

sein, ällein mit dem Hinweise darauf, dass diese Bildungen in den Antheridien keine Amöben sind, dass wenigstens für ihre Auffassung als solche in den vorhandenen Beobachtungen kein Grund vorliegt, ist die Hypothese des Parasitismus an sich noch nicht erschöpft.

Hiermit betrete ich aber wieder den Boden, den ich selbst in meiner Beurtheilung dieser Bildungen festgehalten habe.

Sie könnten ja Schwärmsprösslinge, oder amöboide Entwickelungsstadien eines noch unbekannten Parasiten sein, der innerhalb der Saprolegnieen ein nothwendiges, gleichfalls noch unbekanntes Entwickelungsstadium durchlaufen muss.

In dieser Form wäre die Frage ihres Parasitismus vielleicht richtiger aufgeworfen, und einen solchen Parasitismus hatte auch ich vornehmlich im Auge, als ich den Verdacht desselben in meinem Aufsatze aussprach und erwog.

Die Erscheinungen in den Antheridien der Achlya-Formen[1]), die ich als Achlya colorata zusammenfasse, könnten für eine solche Deutung herangezogen werden. Man könnte an einen Parasiten nach Art Rozella Cornu denken, der das ganze Antheridium und die darunter befindliche Zelle ausfüllt. Die äusseren Befruchtungsschläuche würden als seine Ausführungsgänge, die amöboiden Bildungen als seine in den Antheridien erzeugten Schwärmsprösslinge betrachtet werden können.

Allein dieser Betrachtung stehen Schwierigkeiten entgegen, die sich nicht heben lassen.

Warum fände man dann die plasmodienartigen Zellen dieses vermeintlichen Parasiten und seine Ausführungsgänge nur an den Antheridien und nicht, wie bei Rozella, auch an anderen Stellen der Schläuche, wo doch Zopf gleichfalls Amöben gesehen hat, die, wie er sagt, mit den sogenannten Amöben in den Antheridien grosse Aehnlichkeit haben sollen?

Warum ferner öffnen sich die Ausführungsgänge dieses hypothetischen Parasiten nicht, wie andere Ausführungsgänge von Entocellularparasiten von selbst, und entlassen ihre Fortpflanzungskörper durch die Oeffnung frei und im entwickelungsfähigen Zustande nach aussen?

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. IX, p. 215—216 und Sitzungsb. d Berl. Akad. p. 869—70.

Diese Ausführungsgänge haben merkwürdiger Weise dieselbe Bildungsgeschichte, wie die gewöhnlichen Befruchtungsschläuche, welche die Antheridien in die Oogonien hineintreiben.

Wollte man etwa auch diese letzteren für Ausführungsgänge, und die gewöhnlichen, normalen Antheridien der Saprolegnieen für einen Parasiten erklären?

Denn in der That haben die äusseren Befruchtungsschläuche den gleichen morphologischen Werth, wie die inneren. Dies lehrt nicht blos ihre ganze Bildungsgeschichte, sondern dies erweisen auch direct diejenigen Fälle, in welchen Antheridien, die schon in der gewöhnlichen Weise mit ihrer Bauchfläche einem Oogonium angewachsen sind, zugleich mit ihrer Rückenfläche noch an ein zweites, nahe benachbartes Oogonium anwachsen. Während die Befruchtungsschläuche der Bauchfläche in das eine, dringen die Befruchtungsschläuche der Rückenfläche in das andere Oogonium ein.

Diese Verhältnisse sprechen nicht dafür, dass hier ein myxomycet-artiger Parasit vorliegt. Ebenso sind auch für einen Parasiten anderer Art keine Anzeichen da.

Wie die Thatsachen liegen, finden wir hier in den bekannten männlichen Sexualorganen der Saprolegnieen bewegliche plasmatische Bildungen, welche in den normalen Befruchtungsschläuchen bis an die zu befruchtenden Eier vordringen und hier verschwinden.

Dies ist eine unbestrittene, von mir aufgefundene und, worauf ich gleich zurückkommen werde, auch von Anderen bestätigte Thatsache. Unter den möglichen Deutungen dieser Bildungen die einfachste und naheliegendste ist, dass sie die befruchtenden Elemente sind.

Es müsste ein thatsächlicher Beweis für ihren Parasitismus beigebracht werden, wenn man unter den besonderen Umständen ihres Auftretens und ihres Verhaltens ihre sexuelle Function negiren will.

Man müsste doch irgendwie sagen können, was für eine Art von Parasit hier im Spiele ist, wie er in die Antheridien eintritt, oder was aus ihm wird.

Ich habe aber schon angeführt, dass von einem Eintritt eines hypothetischen Parasiten in die Antheridien nichts zu sehen, und über seine Natur nichts constatirt ist.

Ebensowenig kann etwas über seine weiteren Schicksale in den Antheridien oder ausserhalb derselben ausgesagt werden.

Auch dies habe ich schon in meinem Aufsatze hervorgehoben und ich wiederhole dies hier, weil auch hierüber die Zopf'schen Notizen schweigend hinweggehen.

An der Stelle meines Aufsatzes, wo ich die Hypothese des Parasitismus schon erörtere und bekämpfe — S. 871. (20) — heisst es:

„Wären sie — d. h. die amöboiden Plasmabildungen — trotz „alledem eingedrungene Parasiten, so müssten sie in den Zellen, in „welchen sie gefunden werden, doch irgend welche Entwicklungs-„stadien durchlaufen, Wachsthumserscheinungen zeigen, oder Ruhe-„zustände, oder Vermehrungs- oder Reproductionsorgane bilden etc. „Von alledem findet sich hier keine Spur.

„Sollten sie etwa, wofür unter Ento-Cellularparasiten mir kein „Beispiel bekannt ist, bestimmt sein, in der unvollkommenen Form, „in der sie eintraten, aus der Nährzelle wieder auszutreten, so müsste „man erwarten, dass sie ihre ferneren Entwicklungsstadien nach dem „Austritt aus den Schläuchen beginnen. Aber der Nachweis ist leicht, „dass sie nach dem Austritt jedesmal unmittelbar vor der Austritts-„stelle ohne jede weitere Entwicklung unfehlbar zu Grunde gehen, „falls sie nicht etwa, wenn der Austritt im Innern eines Oogonium „erfolgt, auf eine zu befruchtende Oosphäre stossen.“

Dem steht nuna uch jetzt noch, nach der Mittheilung von Zopf, weiter nichts gegenüber, als die Andeutung eines noch unverstandenen, scheinbar abnormen Zustandes, welchen Zopf an den Oosporen seiner Culturen beobachtet hat, und für das Zeichen der Gegenwart eines Parasiten in den Oosporen erklärt.

Diese Erscheinung ist aber ihrer Bedeutung nach noch völlig dunkel.

Zopf sagt nämlich (These 4): „Meine kleinen Amöben wandern „in die Befruchtungsschläuche hinein, sie verschwinden am Ende „der mit Oosporen verwachsenen Schläuche, oder treten aus blind „endigenden Schläuchen aus. In dem Oogon sind sie später nicht „mehr nachzuweisen.“

Bis hierher, wie man sieht, fast wörtlich wie ich. Nun fährt er aber in These 5 fort: „Dagegen gehen in den Oosporen eigen-„thümliche Veränderungen vor, welche zeigen, dass sich ein Parasit „in ihnen entwickelt.“ Betrachten wir aber diese Veränderungen näher, so bestehen sie darin, dass sich in ihnen Fetttropfen bilden, die zu einem grösseren, seitlich der Wand anliegenden Fett-

tropfen zusammenfliessen, während das Plasma der Oospore sich nach der anderen Seite contrahirt und eine linsenförmige Masse darstellt; diese soll sich dann bei gewissen Sapolegnieen — die nicht genannt sind — zerklüften, und die Partieen schwache Aenderungen der Contour zeigen, und auch die Membran soll Veränderungen erleiden. Dies ist Alles. Man kann nicht sagen, dass hierdurch die Existenz eines Parasiten in den Oosporen sichergestellt und noch viel weniger, dass seine Beziehung zu den fraglichen Amöben nachgewiesen ist.

Nun gleicht aber die Beschreibung dieser von einem vermeintlichen Parasiten befallenen Oosporen ausserdem merkwürdiger Weise noch auf ein Haar der Beschreibung, welche de Bary von dem normalen Bau der Oosporen gewisser Achlya-Species, namentlich seiner Achlya polyandra giebt, und auf welche hin er dann seine Beweisführung gegen meine Angaben über die Entstehung der parthenogetischen Formen der Achlya polyandra zu gründen sucht[1]).

Doch ist aber nur das Eine oder das Andere möglich.

Sind die Oosporen mit seitlichen Fetttropfen normal — wie dies de Bary behauptet — dann hat Zopf die von de Bary beobachteten Species unter Händen gehabt, und diese Beschaffenheit der Oosporen zeigt gar nicht die Existenz eines Parasiten an.

Sind aber die Oosporen mit seitlichem Fetttropfen, wie ich

---

1) Man vergleiche die Anmerkung in Sitzungsber. d. Akad. 1882 p. 861. — Ich gehe hier auf diesen Punkt nur so weit ein, als ich ihn wegen des Widerspruchs, der hier in der Auffassung von Zopf liegt, nothwendig erwähnen muss.

Ich hatte die Oosporen der Achlya polyandra in meinen Zeichnungen und Beschreibungen stets, wie Saprolegnien-Oosporen, mit centralem Fetttropfen dargestellt und de Bary wirft mir deshalb vor, Achlyen und Saprolegnien in meinen Culturen verwechselt zu haben, weil, wie er dort behauptet, die Achlyen — im Besonderen Achlya polyandra — Oosporen mit seitlich der Wand anliegenden Fetttropfen besitzen.

Wie ich jetzt nachträglich aus seinen allerjüngsten Bemerkungen in der Botanischen Zeitung, Januar 1883 No. 3 p. 45—46, ersehe, hat de Bary sich inzwischen überzeugt, dass sein Vorwurf unbegründet war, und dass meine Angaben über den Bau der Oosporen der Achlyen richtig sind, allein er erklärt auch jetzt noch bestimmt, dass mehrere Arten, z. B. seine Achlya polyandra und prolifera, ferner Dictyuchus clavatus und sogar eine Saprolegniaspecies normale Oosporen mit seitlichem Fetttropfen besitzen, also im normalen und keimfähigen Zustande eine Beschaffenheit zeigen, welche Zopf für abnorm und für einen Beweis hält, dass sie von einem Parasiten befallen sind.

allerdings auch glaube — abnorme Oosporen, so geht doch schon aus meinen Beobachtungen zur Genüge hervor, dass ihr abnormer Zustand keineswegs in einem nothwendigen Zusammenhange mit den von mir beobachteten amöboiden Bildungen steht, denn diese Abnormität ist in meinen Culturen, in welchen ich die amöboiden Plasmabildungen auffand, in den Oosporen nicht eingetreten. Wie ich schon gegen de Bary hervorhob, haben die Oosporen in allen meinen Achlya-Culturen — jungen und alten Culturen von Achlya polyandra und den verschiedenen Formen meiner Achlya colorata — regelmässig den von mir als normal betrachteten Bau der Achlya-Oosporen mit centralem Fetttropfen gezeigt und auch beibehalten.

Es existirt daher nach meinen Erfahrungen keine constante Coincidenz der amöboiden Bildungen in den Antheridien mit der seitlichen Lagerung des Fetttropfens in den Oosporen. Würde diese daher auch die Anwesenheit eines Parasiten verrathen, was an sich, und nach den entgegenstehenden Behauptungen von de Bary keineswegs feststeht, so könnte sie doch von irgend einem beliebigen Parasiten herrühren, der die Aussaaten von Zopf befallen hat. So kenne ich selbst schon mehrere Parasiten, z. B. ein Rhizidium und einen noch nicht näher definirbaren, wie es scheint, selbst zu den Saprolegnieen gehörigen Schmarotzer, der die Oosporen von Saprolegnieen angreift und in ihnen Veränderungen hervorruft.

Zwischen der seitlichen Lagerung des Fetttropfens in den Oosporen und den amöboiden Bildungen in den Antheridien liegt daher nicht der wirkliche Nachweis eines Zusammenhanges, sondern nur die unbegründete Vermuthung eines solchen vor, und die Folgerungen, die ich in meinem Aufsatze gegen den Parasitismus dieser Bildungen aus dem Mangel einer Fortentwicklung derselben gezogen habe, bleiben auch in diesem Punkte in aller ihrer Kraft nach wie vor bestehen.

Alles kurz zusammengefasst gelangen wir zu folgendem Schlusse:

Ich habe gezeigt, dass zur Zeit der Befruchtungsperiode distincte, amöboide Plasmapartieen in den normalen männlichen Sexualorganen von Saprolegnia und Achlya auftreten und an der Verbindungsstelle derselben mit den normalen Oosporen verschwinden. Für die Hypothese, diese Bildungen könnten zu Parasiten gehören, habe ich keine entscheidende Andeutung finden können. Eine solche liegt auch jetzt nicht vor.

Auch in den Thesen von Zopf ist, soweit es sich um die von mir beobachteten Plasmabildungen handelt, weder die Existenz, noch die Natur, noch die Entwicklung eines vermeintlichen Parasiten klargelegt.

Die Bildungen werden Amöben genannt ohne jeden Versuch, sie als solche zu definiren, und mit bekannten Formen zu identificiren.

Meine Beobachtungen werden verdächtigt, indem geradezu willkürlich, entgegen dem stricten Wortlaut meines Aufsatzes, Dinge in meinen Figuren als Spermamöben bezeichnet werden, die schon auf den ersten Blick als hierher gar nicht gehörig zu erkennen sind.

Endlich muss der Leser der Thesen auch einen falschen Eindruck von meiner Stellung zur Frage erhalten, da von meinen Ausführungen und Deutungen nur die eine Erwähnung findet, welche bekämpft wird, dagegen consequent unerwähnt bleibt, dass die andere, die Hypothese des Parasitismus, die Zopf aus meiner Darstellung aufnimmt, dort schon ihre gebührende Würdigung und Berücksichtigung erfahren hat.

Ich habe hier die Verhältnisse, die hier gegen den Parasitismus sprechen, wie schon in meinem früheren Aufsatze, nur ausführlicher als dort, nochmals dargelegt. Ich will aber auch nicht unterlassen, zu wiederholen, was dort gleichfalls schon ausdrücklich und deutlich ausgesprochen ist, dass hierdurch die absolute Unmöglichkeit, dass hier ein Parasit im Spiele ist, nicht erwiesen werden kann.

Bei der grossen Mannigfaltigkeit parasitischer Erscheinungen und Entwickelungsformen, welche der Phantasie die allerfreieste Bewegung gestatten, ist ein allgemeiner Verdacht des Parasitismus durch Negation allein nicht zu beseitigen. Dies kann nur durch positive Aufklärungen über den Vorgang erreicht werden. Hierin ist aber der erste Beobachter einer noch unbeachteten Erscheinung stets im Nachtheil gegen seine Nachfolger. Zweifel sind bei morphologischen Deutungen immer möglich, und die allgemeine Ueberzeugung wird erst durch die Constanz und Regelmässigkeit des Vorganges bestimmt, welche durch zahlreiche Beobachter constatirt wird.

Auch dies ist aber in meinem Aufsatze in den Sitzungsberichten schon kurz angedeutet, und ich darf mich hierauf berufen, und hier noch mit denselben Worten schliessen, mit welchen ich dort meine Betrachtungen über einen etwa vorhandenen Parasitismus geschlossen habe.

„So leicht daher auch — heisst es dort Seite 871 (20) — bei „diesen schwierigen und die Geduld des Geduldigsten erschöpfenden „Beobachtungen ein Uebersehen eines wesentlichen Punktes, oder ein „Irrthum sich einschleichen kann, so zweifle ich doch nicht, dass „jeder sorgfältige Beobachter aus dem Zusammenhange aller Er- „scheinungen zu denselben Schlüssen gelangen wird, wie ich selbst.“

Der Zusammenhang der Erscheinungen, auf den ich mich berufe, liegt in der Form und in den Bedingungen des hier stattfindenden Befruchtungsvorganges, der durch geschlossene Befruchtungsschläuche vermittelt wird, sowie in den theoretischen Vorstellungen, die sich hieran knüpfen, die bereits in meinem früheren Aufsatze entwickelt sind, und auf die ich noch in dem folgenden Abschnitte zurückkomme.

II. Die Frage nach der Existenz des Befruchtungsactes in den Gattungen Saprolegnia und Achlya, welche in der von de Bary erhobenen Controverse den Hauptdifferenzpunkt zwischen seiner und meiner Anschauung bildet, ist an sich unabhängig von der Frage nach der Bedeutung, die man den amöboiden Plasmabildungen zuerkennen will. Denn das Geschlecht offenbart sich hier schon durch die anderweitigen biologischen Vorgänge in den Sexualorganen, welche den Sexualact vorbereiten und begleiten, und vor und nach demselben leicht wahrnehmbar sind.

Mit Rücksicht auf die neueren Bemerkungen[1]) von de Bary zu meinem Aufsatze sehe ich mich genöthigt, dies hier nochmals zur Sprache zu bringen und zu zeigen, dass in dem wesentlichen Punkte, in dem Nachweise der Sexualität der sexuellen Formen mein letzter Aufsatz über die Saprolegnieen nur eine Bestätigung meiner älteren Anschauungen bringt.

Die Erscheinungen, die ich schon früher wiederholt als Beweise für die Sexualität angeführt hatte, waren[2]):

1. Dass die Befruchtungsschläuche in den polysporischen Oogonien an jede einzelne Oosphäre herantreten.

---

1) Bot. Ztg., Januar 1881.

2) Man vergleiche die betreffenden Aufsätze in den Monatsberichten d. Berl. Akad., Jahrg. 1857, ferner Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I und IX; namentlich Bd. IX, p. 212—217.

2. Dass ein Theil ihres Inhaltes hierbei sichtlich verschwindet.
3. Dass Plasmabildungen, die nachweislich diesem Inhalte angehört hatten, später oft frei, neben den Oosporen in den Oogonien gefunden werden.
4. Dass diese Vorgänge der Zeit nach genau zusammenfallen mit der Umbildung der Oosphären in Oosporen.

Dazu kam, dass ich bei Pythium den Uebertritt des Inhaltes in die Oosphären direkt wahrgenommen hatte[1]) und für Saprolegnia und Achlya constatiren konnte[2]), dass hier nicht die volle Entleerung des Befruchtungsschlauches einem Befruchtungsacte entspreche, sondern dass hier partielle Entleerungen an den einzelnen Spitzen stattfinden müssten, die jede für sich einen Befruchtungact darstellen, und dass hierbei jedesmal nur ein geringer Theil des Inhaltes zur Befruchtung einer Oosphäre verwandt werde.

Zweifelhaft in meinen Darstellungen blieben nur die Existenz der Samenkörper, die ich hier stets voraussetzte und als $^1/_{500}$ mm grosse Inhaltskörper der Antheridien zu erkennen glaubte[3]), und das anatomische Verhältniss zwischen den Spitzen der Befruchtungsschläuche und den Oosphären, an welche sie herantreten. Doch liessen auch über den letzteren Punkt meine Beobachtungen nur die Alternative zu, dass die Befruchtungsschläuche sich an ihrer Spitze öffnen, oder dass sie noch eine Copulation mit den Oosphären, und zwar voraussichtlich an einer vorgebildeten Papille derselben eingehen[4]).

Blieb hierbei über die Form des Befruchtungsprozesses noch ein Zweifel, so war doch eine Täuschung über den Vorgang selbst gar nicht möglich, denn die vorliegenden Beobachtungen wiesen nicht nur auf die Existenz eines Befruchtungsactes hin, sondern liessen auch die materielle Betheiligung des Inhaltes der Befruchtungsschläuche an demselben gar nicht verkennen.

---

1) Jahrb. I, p. 299.

2) Jahrb. IX, p. 213—214.

3) Jahrb. I, p. 293—295 — IX, p. 203—205.

4) Jahrb. IX, p. 213. Beiläufig bemerke ich hier noch, dass ich damals nur deshalb annahm, die Spitze der Befruchtungsschläuche müsse sich öffnen, weil ich Austritt von Substanz aus den Befruchtungsschläuchen constatirt hatte. Ich hielt damals eine offene Communication für den Uebertritt der befruchtenden Elemente eben noch für nöthig. Nach meinen neueren Beobachtungen an den äusseren Befruchtungsschläuchen der Formen von Achlya colorata kann derselbe aber ersichtlich durch die Membran der Schläuche hindurch erfolgen.

Auch stimmten alle späteren Beobachter in der Anerkennung des Geschlechtes mit mir überein. Die Constatirung desselben, ganz abgesehen von der besonderen Modalität, in welcher der Geschlechtsact hier auftritt, war aber der Mittelpunkt meiner älteren und neueren Untersuchungen über den Gegenstand; nicht blos damals, als die Existenz und Verbreitung der Sexualität unter den Tallophyten eine noch kaum in Angriff genommene Frage war, sondern namentlich und ganz besonders auch bei meiner letzten Untersuchung, die ich zur Nachprüfung meiner älteren Beobachtungen nur deshalb unternommen hatte, weil eben kurz vorher de Bary mit der unerwarteten, paradoxen Behauptung aufgetreten war, dass der Sexualact bei den sexuellen Formen der Sagrolegnieen gar nicht besteht, sondern dass hier ein Fall von Apogamie vorliegt[1]).

Ich habe nun durch die wiederholte Darlegung der objectiven Verhältnisse mich bemüht, nachzuweisen, dass diese Auffassung von de Bary eine irrige ist.

Ich habe wiederum constatiren können, dass das Verschwinden von Inhalt aus den Spitzen der Befruchtungsschläuche eine unleugbare Thatsache ist, die nothwendig mit dem Sexualact zusammenhängt, und nicht, wie de Bary will, aus Wachsthumserscheinungen der Membran, oder aus Verathmung, oder Verbrennung des Inhaltes sich erklären lässt.

Als neuen Beweis für den Sexualact habe ich ferner im Gegensatz zu den objectiven Angaben von de Bary nachweisen können, dass die Spitzen der Befruchtungsschläuche — wie ich dies schon früher als Vermuthung ausgesprochen hatte — mit den Oosphären an einer bestimmten Stelle, die bei Achlya polyandra sogar zu einer vorspringenden Papille ausgezogen ist, fest und untrennbar verwachsen.

Und endlich haben meine Beobachtungen an den äusseren Befruchtungsschläuchen der Achlya colorata höchst eigenthümliche Erscheinungen kennen gelehrt, welche über die Form, wie der Inhalt der Befruchtungsschläuche aus- und übertritt, eine Anschauung gewähren. Die morphologische Bedeutung der äusseren Befruchtungsschläuche wird kaum angefochten werden können, und es liegt auf der Hand, dass die Vorgänge an den äusseren Befruchtungsschläuchen

1) Beiträge zur Morph. und Physiol. der Pilze, IV. Reihe, 1881.

sich auf die Erscheinungen an den inneren Befruchtungsschtäuchen übertragen lassen, und für die Deutung derselben massgebend sind.

In seiner Erwiederung in der Botanischen Zeitung am 19. und 26. Januar 1883 will de Bary in meinen neuesten Angaben ein Aufgeben meiner früheren Anschauungen finden. Soll dieses darin liegen, dass ich zu den alten neue Beweise für die Sexualität hinzugefügt habe, und auf Thatsachen aufmerksam mache, welche über den zweifelhaft gebliebenen Punkt, über den Uebergang der befruchtenden Elemente in die Oosporen, Aufklärungen zu bringen vermögen?

Den näheren Vorgang, wie die Entleerung der Schläuche erfolgt, habe ich selbst wiederholt für unbekannt erklärt und nur versucht, die vorhandene Lücke hypothetisch auszufüllen.[1]) Auch hierin vervollständigen und ergänzen meine neueren Angaben nur meine früheren Vermuthungen, und der Hinweis auf die verschiedenen Vorstellungen, welche über die specielle Modalität des Vorganges geäussert sind, kann den Blick nicht von der eigentlichen Controverse zwischen de Bary und mir ablenken.

Diese bestand in der Frage, ob bei den sexuellen Formen der Saprolegnien und Achlyen ein Befruchtungsact ausgeführt wird, oder nicht. De Bary giebt jetzt schon die Möglichkeit des Befruchtungsactes für Achlya polyandra zu, und hält denselben jetzt nach eignen Beobachtungen auch für eine Saprolegnia, die er Saprolegnia caudata nennt, schon für wahrscheinlich.

Hiermit wäre die wesentliche Aufgabe, die ich in meinem letzten Aufsatze verfolgte, erledigt. Die richtige Auffassung der Sexualitäts-Verhältnisse bei Saprolegnia und Achlya, wie ich dieselbe seit 1857 unausgesetzt vertheidige, wäre wiederhergestellt.

Als einen Gewinn muss ich ferner noch die Folgerung bezeichnen, die sich aus meinen Beobachtungen an den äusseren Befruchtungsschläuchen ziehen lässt, dass der Mangel einer offenen Communication als kein absolutes Hinderniss für die Ausführung des Befruchtungsprocesses gelten darf. Hiermit fällt die objective Stütze, welche bisher für den Mangel des Geschlechtes in weiteren Kreisen tallophytischer Gewächse mit Vorliebe angeführt wurde.

---

1) a. a. O. p. 213–214.

Die allgemeine Frage der Apogamie habe ich in meinem Aufsatze nur insoweit berührt, als dieselbe von de Bary in die Beurtheilung der sexuellen Saprolegnieen hineingezogen wurde. Den Mangel des Geschlechtsactes bei den parthenogenetischen Formen, bei welchen die männlichen Nebenäste ganz oder grossentheils fehlen, habe ich selbst schon früher constatirt.

Gewiss wäre es von Bedeutung für die Lehre von der Apogamie und der Entstehung derselben, wenn an irgend einer Stelle für einen ganzen Kreis von Geschöpfen der Functionsverlust der männlichen Sexualorgane noch bei vollkommen normaler Erhaltung ihrer morphologischen Ausbildung empirisch nachgewiesen werden könnte.

Ein Beispiel dieser Art wären die sexuellen Saprolegnien und Achlyen gewesen, wenn die Ansicht von de Bary über dieselben richtig war.

Ich bin dem entgegengetreten in der Ueberzeugung, dass hier ein Functionsverlust nicht vorliegt, und dass das Verhältniss auch bei den Saprolegieen nicht anders sich gestaltet, als in anderen Familien, in welchen neben sexuellen Formen rein weibliche, oder solche mit degenerirten Sexualorganen auftreten.

Dieser Ansicht über die Apogamie der Saprolegieen habe ich in meinem Aufsatze Ausdruck gegeben, und die persönliche Ueberzeugung hinzugefügt, es möchte vielleicht erfolgreicher sein, die vorausgesetzten Beziehungen der Reduction und Degeneration der Sexualorgane zur Parthenogenesis, oder zu einer etwa entstehenden Apogamie bei solchen Organismen empirisch zu verfolgen, bei welchen die gesammten biologischen Verhältnisse sich leichter überblicken lassen, als bei den Saprolegieen.

Ueber die nebensächlichen Differenzpuncte, die noch zwischen de Bary und mir bestehen, kann ich mich kurz fassen, zumal nach seiner letzten Erklärung schon einige gefallen sind.

De Bary giebt nunmehr zu, dass meine Beschreibungen und Zeichnungen der Oosporen der Achlyen richtig waren, und behauptet nicht mehr, dass ich Achlyen und Saprolegnien verwechselt habe. Die Bedeutung und den Werth der äusseren Befruchtungsschläuche, die er anzuzweifeln geneigt war, scheint er jetzt eher geneigt anzuerkennen, und bestätigt die dort von mir beobachteten Erscheinungen ihrem wesentlichen Gehalte nach.

In der Beurtheilung der Formen der Achlyen und Saprolegnien ohne Nebenäste, an welche sich die Frage der Dauer der Ruheperiode der Oosporen anschliesst, gehen unsere Ansichten nach wie vor auseinander. Eine Uebereinstimmung wird hier auch schwer zu erreichen sein, da es sich um die Unterscheidung von Species, Rassen, Varietäten und Bastarden [1]) bei so niedrigen tallophytischen Geschöpfen handelt, bei welchen die Ursachen der Variation der Charaktere noch verborgener sind, als bei höheren. Auch habe ich, dies sei hierbei gelegentlich bemerkt, nicht behauptet und nicht behaupten wollen, ein Mittel zu besitzen, um eine Saprolegnia oder Achlya mit Antheridien in der so und sovielten Generation in eine Form ohne Antheridien umzuwandeln; sondern nur, dass ich bei meinen Culturen einiger Arten beobachtet und gefunden habe, dass die Generationen in der Grösse der Sexualorgane und der Anzahl der Nebenäste fortschreitend abnehmen.

Aehnliche Erfahrungen hat ja nach mir de Bary an Saprolegnia asterophora und Aphanomyces selbst gemacht.[2]) Dass dies übrigens nicht immer der Fall ist, auch dies habe ich für Achlya colorata z. B. schon selbst hervorgehoben.[3])

Was endlich die amöboiden Plasmabildungen in den Artheridien betrifft, so darf ich auch hier die Angaben von de Bary als eine Bestätigung meiner Befunde betrachten. — In der Nachschrift zu seinen Bemerkungen ist derselbe zwar leicht bereit anzunehmen, dass ich amöboide Plasmabildungen und wirkliche Amöben verwechselt habe.[4]) Aber er sieht doch selbst und erklärt es für sonnenklar — was übrigens Jeder bei gutem Willen auf den ersten Blick sehen musste — dass meine Fig. 12a mit den amöboiden Plasma-

1) Die Schwierigkeit der richtigen Beurtheilung abweichender Sagrolegnieen-Formen und ihrer Entstehungsursachen wird nämlich noch durch die Existenz von Bastarden erhöht. Hierdurch können manche auffallenden Charaktere, vielleicht auch die Degeneration von Sexualorganen eine Erklärung finden Es liegen mir ganz sichere und unzweifelhafte Andeutungen von Bastardirung bei den Saprolegnieen vor. Einen Fall dieser Art zwischen Achlya polyandra und Achlya colorata — Species, die in ihren typischen Formee gar nicht zu verwechseln sind — habe ich Jahrb. f. wiss. Bot Bd. IX, p 207, Taf. XVII, Fig. 1 und 6 beschrieben und abgebildet.

2) Beiträge zur Morph. und Physiol., IV. p. 76.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. IX, p. 200—201.

4) Bot. Zeitung 1881, p. 60.

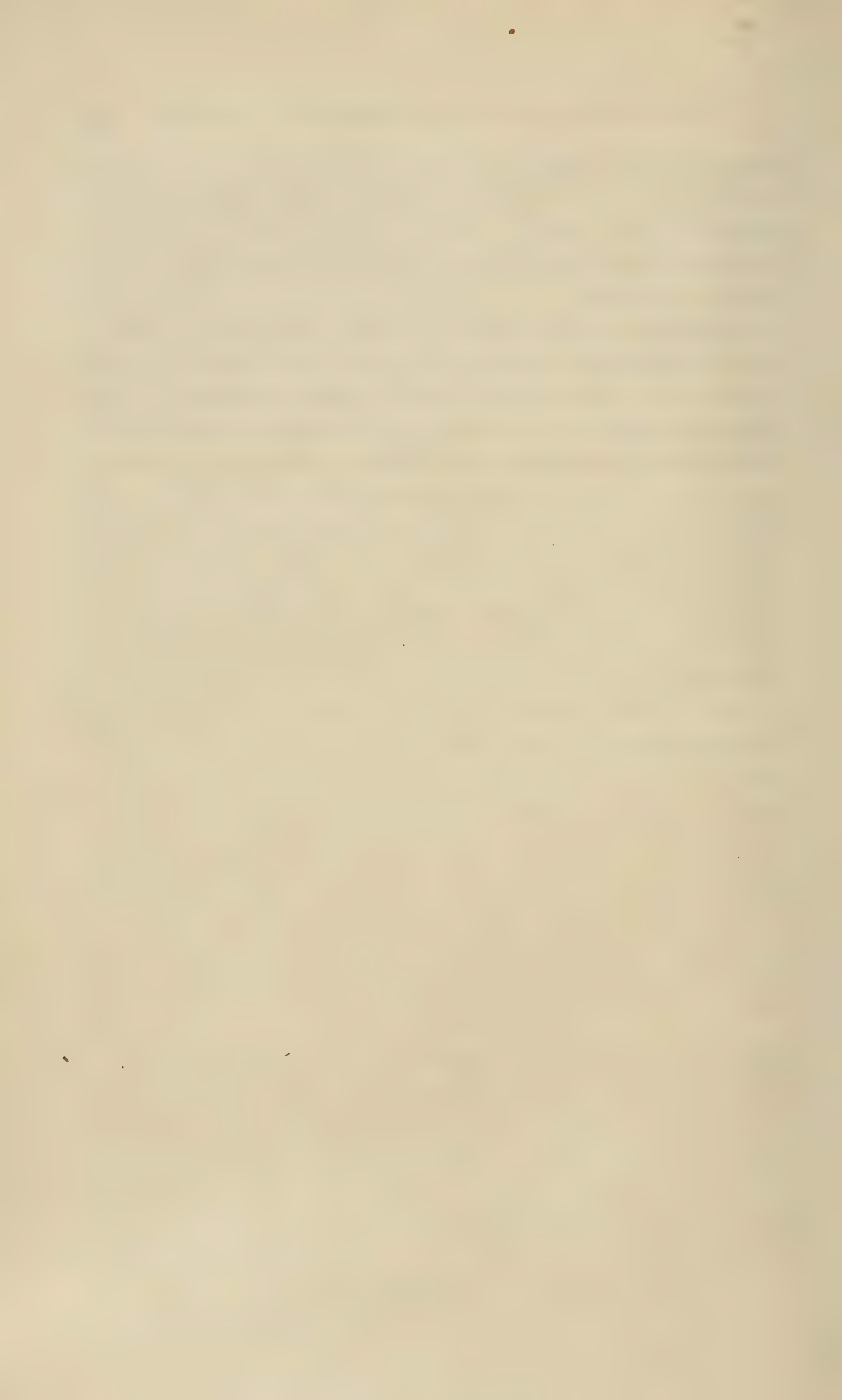
bildungen nichts zu thun hat. Dass hier eine falsche Argumentation aber nicht von meiner, sondern von Zopf's Seite, vorliegt, hätte de Bary auch leicht gefunden, wenn er sich die Mühe gegeben hätte, die Zeugenaussagen, auf die er sich stützt, mit meiner Erklärung der Figur zu vergleichen.

Dies lag um so näher, als Zopf's Behauptungen ja mit de Bary's eigenen Erfahrungen nicht vereinbar waren. Denn Seite 41 erzählt de Bary[1]) von seinen eigenen Beobachtungen der amöboiden Plasmabildungen und sagt, dass er sie in den Befruchtungsschläuchen selber schon früher andeutungsweise erwähnt, aber nur ihre Gestalt- und Orts-Bewegung nicht erst beschrieben habe, weil sie die Fortsetzung der lebhaften Protoplasmabewegungen sei, die in allen Theilen der Saprolegnieen stattfinden, und Seite 60 fügt er dann noch ausdrücklich hinzu: „Was die im Vorstehenden erwähnten „amöboiden Protoplasmatheile betrifft — die nämlich, die er beob„achtet hat — so hat für sie eine Verwechselung mit Parasiten „nicht stattgefunden!“

Diese werden wohl aber dieselben gewesen sein, auf die ich die Aufmerksamkeit gelenkt habe.

---

1) a. a. O. Bot. Zeit. 1881.



Ueber das Vorkommen von Gypskrystallen bei den Desmidieen.

Von

Dr. Alfred Fischer.

Privatdocent in Leipzig.

Mit Tafel IX—X.

Unsere Kenntniss der Desmidieen verdanken wir besonders den grundlegenden Untersuchungen de Bary's[1]), von welchem die Morphologie dieser interessanten Algen nach allen Seiten erforscht wurde. Auch über den Gegenstand, welchen sich die nachstehende Abhandlung zum Vorwurfe genommen hat, über das Vorkommen der Gypskrystalle bei den Desmidieen, finden wir in de Bary's Arbeit die ersten Angaben. Besonders Closterium mit seinen in den „Endbläschen" abgelagerten Krystallbildungen wurde von de Bary genauer untersucht. Die übrigen Desmidieen zog er nicht in den Kreis seiner microchemischen Untersuchung herein und deshalb glaubte der Verfasser, dass ein erneutes Studium der Desmidieen in dieser Richtung eine lohnende Aufgabe werden möchte.

Den Ausgangspunkt der Untersuchung bildet die Gattung Closterium. Sie schien mir besonders als eine Grundlage für das Studium der Desmidieen geeignet, einmal, weil die Gypskrystalle hier am längsten bekannt und am genauesten studirt worden sind, und

---

1) Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

zweitens, weil ihr Vorkommen in den „Endbläschen“ von jeher das Interesse der Beobachter auf sich gezogen hat.

Ich will im Nachfolgenden meine Ergebnisse für Closterium darzustellen versuchen und werde hierauf die bisher an anderen Desmidieen gewonnenen Resultate vergleichsweise folgen lassen. Auch Süsswasseralgen aus anderen Familien wurden gelegentlich einer Untersuchung unterworfen, da es sich darum handelte, festzustellen, ob das Vorkommen von Krystallen bei den Algen ein allgemeineres wäre, als man bisher anzunehmen sich berechtigt glaubte.

I. Die Gattung Closterium.

Meine Studien machte ich vorwiegend an Closterium Ehrenbergii Menegh., benutzte aber auch folgende Arten, um die an der genannten Form gewonnenen Resultate an ihnen zu prüfen und womöglich zu erweitern: Cl. Ralfsii Bréb. Form Delpontii Klebs., Cl. Lunula Ehrb., Cl. acuminatum Ktz., Cl. rostratum Ehrb., Cl. juncidum Ralfs, Cl. Dianae Ehrb., Cl. Cornu Ehrb., Cl. Venus Ktz., Cl. moniliferum Ehrb., Cl. costatum Corda.

A. Chemische Natur der Krystalle.

Es dürfte eine der bekanntesten Thatsachen sein, dass in den verjüngten Zellenden der Closterien kleine Hohlräume vorhanden sind, in denen eine mehr oder minder grosse Anzahl von krystallähnlichen Körpern in lebhaftester Bewegung durcheinander wimmeln.

Wie schon Nägeli[1]) angiebt, finden sich dieselben Körperchen in dem übrigen Theile der Zelle ebenfalls, theils vom Protoplasmastrome fortgerissen, theils in Ruhe.

Nägeli hielt diese beweglichen Gebilde für Molecularkügelchen, während de Bary[2]) an der Hand microchemischer Reactionen ihre

---

1) Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiologische Untersuchungen, 1. Heft p. 49 ff.
2) Conjugaten, p. 43.

anorganische Natur darzuthun bemüht war und dieselben für Gypskrystalle erklärte.

Wenn auch, wie wir sehen werden, die von de Bary benutzten Reagentien und ihre von ihm beobachteten Wirkungen nicht im Stande sind, alle Zweifel an der Gypsnatur der Krystallchen zu zerstreuen, so lieferten doch seine Untersuchungen den endgültigen Beweis, dass nicht organische Körnchen, sondern unverbrennliche Krystalle in den „Tanzstübchen" der Closterien enthalten sind. Späterhin hat man sich nicht wieder mit der chemischen Natur der kleinen Krystalle beschäftigt, so dass ich direct an die de Bary-schen Beobachtungen anknüpfen kann.

Nach dem Genannten sind die Krystalle in Schwefelsäure, Essigsäure, kalter Salz- und Salpetersäure unlöslich, ebenso in kalten Alkalien. Beim Erwärmen beobachtete er ihre Löslichkeit in Salpetersäure und Kali, betont aber ausdrücklich ihre gänzliche Unlöslichkeit in Schwefelsäure, Salzsäure und Natronlauge. Nach diesen Reactionen erklärt er, gestützt durch ihre Unverbrennlichkeit, die Krystalle für anorganisch, und möchte, nach den Löslichkeitsbefunden zu schliessen, sie für Gypskrystalle halten.

Für diese Annahme glaube ich nunmehr weitere Belege beibringen zu können. Ich theile den Gang meiner microchemischen Analyse ausführlich mit, da das Vorkommen von Gyps in Pflanzenzellen vielleicht mit mancherlei Zweifeln beanstandet werden wird, und sich Jedermann leicht von der Richtigkeit der zu beschreibenden Reactionen überzeugen kann.

Zunächst liess ich mir angelegen sein, durch Controlversuche mit reinen Chemikalien ihre gegenseitigen Einwirkungen unter dem Microscop zu studiren, um auf diese Weise einen Einblick in die chemischen Eigenschaften der hier in Betracht kommenden Substanzen, des oxalsauren Kalkes und des Gypses (Kalkcarbonat war durch die gänzliche Unlöslichkeit der Closteriumkrystalle in Essigsäure von vorn herein ausgeschlossen) zu gewinnen. Gleichzeitig wurden die Veränderungen der genannten Körper in der Glühhitze festgestellt.

Für oxalsauren Kalk erhielt ich folgende Resultate:

Schwefelsäure löst die kleinen Körnchen sofort auf, nach ihrem gänzlichen Verschwinden bilden sich die bekannten Gypsnadeln und

vereinigen sich zu mehr oder minder grossen büschelförmigen Gruppen. Ein Anschiessen der Gypskrystalle an die nur theilweise gelösten Kalkoxalatkörnchen findet niemals statt.

Salzsäure und Salpetersäure lösen augenblicklich den oxalsauren Kalk.

Essigsäure bringt weder in der Kälte, noch beim Erhitzen Lösung hervor.

Kali und Natron zersetzen nach mehrstündiger Einwirkung den oxalsauren Kalk. Nach längerem Stehen zieht das in der Lösung befindliche Calciumhydroxyd Kohlensäure aus der Luft an und scheidet sich als Carbonat aus.

Chlorbaryum bringt keine sichtbare Veränderung hervor und auch nach längerer Einwirkung desselben bleiben die Löslichkeitsverhältnisse der Körnchen die geschilderten.

Beim Glühen verwandeln sich die oxalsauren Kalkkörnchen, ebenso wie bei jedem anderen Salz einer beliebigen anderen organischen Säure unter theilweisem Verlust ihrer früheren Gestalt und unter Verminderung ihres Volumens, in Carbonat, welches sich sofort in mineralischen Säuren unter Kohlensäureentwickelung löst. So überzeugend diese Reaction auf kohlensauren Kalk auch für die macrochemische Untersuchung sein mag, so schwierig ist es doch, an den kleinen Krystallen den Austritt von Gasblasen zu constatiren und es gehört oft eine lebhafte Phantasie dazu, sich von dieser Gasausscheidung zu überzeugen. Viel geeigneter für die microscopische Betrachtung halte ich die Anwendung von Essigsäure, in welcher sich die vor dem Glühen unlöslichen Körnchen nunmehr mit Leichtigkeit lösen.

Auch das in Pflanzen abgelagerte Kalkoxalat zeigte, wie Versuche mit den Krystallen von Tradescantia ergaben, dasselbe Verhalten wie unser chemisch reines Controlmaterial. Nur machte sich beim Glühen, infolge des Gehaltes an organischer Substanz, einmal eine Schwärzung und zweitens ein stärkerer Verlust der scharfen Umgrenzungen bemerkbar. Die Krystalle sahen wie angefressen aus.

Für schwefelsauren Kalk lieferten mir meine Versuche folgende Resultate:

Schwefelsäure bringt weder Lösung noch irgend eine Formveränderung der microscopischen Krystalle hervor.

Salzsäure und Salpetersäure lösen die Gypskrystalle um wenig langsamer als die Kalkoxalatkörnchen, aber immerhin ziemlich schnell, nach wenigen Minuten.

Essigsäure greift die Krystalle gar nicht an, auch nicht beim Erwärmen.

Kali und Natron rufen die gleichen Wirkungen hervor wie beim oxalsauren Kalk, nur ist die Einwirkung des Natrons eine viel langsamere und weniger energische.

Chlorbaryum überzieht sofort die Krystalle mit einer Schicht von Schwerspath; keinesfalls lässt sich aber bei der Kleinheit der Krystalle die Ausscheidung einer körnigen Kruste unter dem Microscope beobachten. Den Beweis für die vorgegangene Umsetzung liefert dagegen die nunmehr eingetretene gänzliche Unlöslichkeit der Krystalle in Salz- und Salpetersäure.

Beim Glühen bleiben die Krystalle unverändert, sowohl in Bezug auf ihre chemische Natur als auch in Bezug auf ihre Form.

Vergleicht man die geschilderten Reactionen mit einander und fragt sich, welche von ihnen für eine microchemische Erkennung und Unterscheidung von Gyps und Kalkoxalat verwerthbar erscheinen, so werden sich folgende Reagentien als besonders geeignet empfehlen:

1. Schwefelsäure löst Gyps gar nicht, Kalkoxalat sofort unter nachheriger Ausscheidung von Gypsnadeln, falls eine grössere Menge von schwefelsaurem Kalk entsteht, als in Wasser löslich ist. (Der Gyps löst sich im Verhältniss 1:500 in kaltem Wasser auf.)
2. Chlorbaryum verändert die Löslichkeit der Kalkoxalatkrystalle in Salz- oder Salpetersäure nicht, während die Gypskrystalle nach der Einwirkung des Baryumchlorides vollständig unlöslich sind.
3. Essigsäure im Verein mit dem Verhalten der geglühten Krystalle. Während im ungeglühten Zustande Gyps und Kalkoxalat von Essigsäure nicht gelöst werden, bleibt nach dem Glühen nur das Sulfat in Essigsäure unlöslich, das Oxalat dagegen löst sich nunmehr sofort.

Schliesslich dürfte die mehr oder minder schnelle Auflösung der Krystalle in Salz- und Salpetersäure eine willkommene Ergänzung der

genannten Reactionen liefern. Die Behandlung mit Kali und Natron leistet keine Dienste bei der hier in Rede stehenden Frage.

Ich brauchte kaum erst darauf hinzuweisen, dass die Reagentien alle in nahezu concentrirtem Zustande zur Verwendung kamen, wenn nicht an in Wasser liegenden Pflanzenpräparaten eine durch die Beobachtungsflüssigkeit hervorgerufene Verdünnung der Lösungsmittel das Ausbleiben der erwünschten Reactionen hervorzurufen geeignet wäre. Auf diesen Umstand glaube ich einige Differenzen zwischen de Bary's und meinen eigenen Resultaten zurückführen zu sollen.

Uebrigens suchte ich diesen Verdünnungen der Reagentien auch bei meinen Controlversuchen insofern Rechnung zu tragen, als ich die Krystalle vorerst in Wasser brachte und dann die Lösungsmittel unter dem Deckglase zutreten liess. Immerhin werden sich bei den Closteriumkrystallen, die man auch beim Zerdrücken der Zellen nur selten vollständig aus dem Protoplasma oder dem Zellinnern befreien kann, einer energischen Einwirkung der Reagentien mancherlei Hindernisse entgegenstellen, so dass die Reactionen langsamer von statten gehen müssen, als nach den Controlversuchen zu erwarten steht.

Ausgerüstet mit den eben dargelegten Erfahrungen konnte nunmehr eine Bestimmung der Closteriumkrystalle ohne weitere Schwierigkeiten vorgenommen werden.

Ich versuchte zunächst die von de Bary angegebenen Reactionen zu wiederholen und fand im Einklange mit ihm, dass die Krystalle in Schwefel- und Essigsäure gänzlich unlöslich sind, dass sie sich beim Erwärmen in Salpetersäure und Kali lösen und dass sie in der Glühhitze nicht zerstört oder verändert werden.

Dagegen beobachtete ich, und hierin weichen de Bary's Angaben von meinen Befunden ab, dass kalte Salpetersäure ungefähr nach einer Viertelstunde, kalte Salzsäure nach 3—5 Stunden, kalte Alkalien (Kali und Natron) in eben derselben Zeit die Krystalle lösen, dass endlich Salzsäure beim Kochen sofort eine Lösung hervorbringt.

Nach diesen vorläufigen Lösungsversuchen konnten keine Zweifel über die mineralische Natur der fraglichen Körper obwalten, und ich

bemühte mich, nunmehr die Säure und Base, welche die Bestandtheile des krystallisirten Salzes bilden mussten, zu bestimmen. Die Säure konnte eine organische oder eine anorganische sein, letzteres war bereits nach den bisherigen Resultaten wahrscheinlicher. Falls eine organische Säure vorlag, mussten die Krystalle nach dem Glühen sich in Essigsäure lösen — da dies nicht geschah, konnte nur noch eine anorganische Säure vorliegen. Diese erwies sich nun durch die Behandlung der Krystalle mit Chlorbaryum, welches die Löslichkeit derselben in Salz- und Salpetersäure in Wegfall brachte, als Schwefelsäure. Somit musste ein schwefelsaures Salz vorliegen, welches der Farblosigkeit der Krystalle und ihrer Unlöslichkeit im wässerigen Zellsafte zufolge (sonst würden sie nicht ausgeschieden worden sein) eines der alkalischen Erdmetalle, Baryum, Strontium oder Calcium, als Base enthalten musste.

Von diesen war Baryum ausgeschlossen, da schwefelsaurer Baryt auch in Salz- und Salpetersäure unlöslich ist. Die gleichen Ursachen sprachen auch gegen die Zusammensetzung der Krystalle aus Strontiumsulfat. Es blieb sonach nur das Calcium übrig, welches in der That als schwefelsaures Salz, als Gyps, die Closteriumkrystalle bildet.

Die oben unseren Controlversuchen zufolge aufgestellten Löslichkeitsverhältnisse des Gypses in den gebräuchlichen Lösungsmitteln ergaben sich aber in gleicher Weise für unsere Krystalle, so dass wir auf Grund unserer microchemischen Analyse die de Bary'sche Vermuthung zur Gewissheit erheben und die Krystalle in den Closteriumzellen als Gypskrystalle ansprechen können.

Auch das Verhalten der Körperchen im polarisirten Lichte spricht dafür, dass sie doppelbrechend sind, wenn auch bei der Kleinheit derselben weitere Schlüsse auf die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Krystallsysteme nicht gezogen werden können. Bei der Winzigkeit der Kryställchen bleibt die microchemische Analyse das sicherste Mittel, uns über die Natur der absonderlichen Bildungen Aufklärung zu verschaffen.

Ueber die Form der Krystalle lässt sich wenig sagen, da ihre Kleinheit eine genauere Orientirung nicht zulässt. Sie haben meistens die Gestalt von kleinen Prismen und sind vielleicht anderthalbmal so lang als breit. Zahlreiche Messungen ergaben für Cl. Ehrenbergii eine Durchschnittslänge von 0,0025 mm. Bei Cl. Lunula finden sich

unter prismatischen Individuen sehr oft dünne Krystalltäfelchen vor (Taf. IX, Fig. 4), eine auch sonst beim Gyps häufige Ausbildungsform der Krystalle.

Gelegentlich begegnete ich auch kreuzförmigen Zwillingskrystallen, welche den in Naumann's Mineralogie (9. Aufl.) auf p. 255 in Fig. 6 abgebildeten, schwalbenschwanzförmig ausgeschnittenen Zwillingsformen des Gypses zu entsprechen schienen. Sie lieferten eine willkommene Bestätigung der microchemischen Analyse. An diesen Zwillingen machte sich die Einwirkung des Chlorbaryums auch direct unter dem Microscope dadurch bemerkbar, dass die Einschnitte durch die Ablagerung von Schwerspath ausgefüllt wurden.

B. Vertheilung der Krystalle in der Zelle.

Die Ansammlung der lebhaft sich bewegenden Krystalle in den „Endbläschen“ der Closterien ist seit langer Zeit bekannt und ihr regelmässiges Auftreten bei allen Arten der Gattung Closterium von jeher in der Algenkunde betont worden (Taf. IX, Fig. 4—12). Ich verzichte darauf, die zahlreichen Notizen, welche darüber in systematischen Schriften niedergelegt sind, hier aufzuführen, da sich dieselben vorwiegend mit der mehr oder minder grossen Deutlichkeit der Endbläschen und der Anzahl der darin eingeschlossenen Kryställchen beschäftigen, ohne auf die morphologischen Fragen, welche sich an die auffallende Erscheinung anknüpfen lassen, einzugehen. Wichtiger für unseren Gegenstand scheinen mir diejenigen Auseinandersetzungen zu sein, welche man in verschiedenen morphologischen Abhandlungen den Endbläschen der Closterien gewidmet hat.

Bisher hat man nur selten und vereinzelt die Krystalle auch in dem übrigen Theile der Closteriumzelle beobachtet. Einzelne diesbezügliche Bemerkungen verdanken wir Meyen[1]), Lobarzewski[2]) Focke[3]), Nägeli[4]) und de Bary[5]). Spätere Arbeiten über die

1) Neues System der Pflanzenphysiologie, II. Bd., p. 252.

2) Linnaea, XIV. Bd., 1840, p. 278.

3) Physiologische Studien, 1847, I, p. 52 u. 53.

4) Nägeli: Gattungen einzelliger Algen, p. 106, Pflanzenphysiologische Untersuchungen, I. Heft, p. 50 etc.

5) de Bary, Conjugaten p. 43.

Verbreitung der Gypskrystalle in den Closteriumzellen liegen meines Wissens nicht vor.

Die Kryställchen kommen, wie ich mich überzeugen konnte, stets und oft in recht reichlichen Mengen, aber stets vereinzelt, in dem ganzen Raume der Zelle vor. Sie liegen entweder in den Strombahnen des Protoplasmas und werden passiv mit fortgeführt, oder wimmeln in dem Zellsaft führenden Raume zwischen der Zellwand und dem strahligen Chlorophyllkörper umher. In Mehrzahl sammeln sie sich nur in den „Endbläschen" an und zeigen hier ein lebhaftes Durcheinanderwimmeln, oder, so bei einer kleinen Form von Cl. Lunula[1]) und bei Cl. costatum (Taf. IX, Fig. 6 u. 10), vereinigen sich zu einem grösseren, nur langsam hin und her schaukelnden Körper, welcher den Krystalldrusen der höheren Pflanzen analog gebaut ist. Die einzelnen Krystalle werden jedenfalls durch erhärtende protoplasmatische Substanz aneinander gekittet; ein leichter Druck oder Zusatz von Schwefelsäure genügt, um diese Drusen in ihre einzelnen Krystallindividuen zu zerlegen[2]). Auch bei den drusenführenden Closterien kommen in der ganzen Zelle Gypskrystalle vor, können aber, wenn sie von dem Protoplasmastrome fortgerissen an die Peripherie der Endbläschen gelangen, nicht in dieselben hineinsinken, da der Drusenkörper fast allseitig an das Protoplasma grenzt und somit keinen Raum für neu hinzukommende Krystalle freilässt. Die Entwickelungsgeschichte der Druse habe ich nicht verfolgt, da man ohne weiteres annehmen kann, dass sie durch das Aneinanderhaften einzelner Krystallindividuen entsteht, in welche sie sich ja wiederum zerlegen lässt.

Die Hauptaufmerksamkeit der Beobachter hat sich von jeher auf die Endbläschen mit ihren lebhaft wimmelnden Körncheneinschlüssen und auf die von Minute zu Minute wechselnde, im Ganzen mehr oder weniger kreisrunde oder elliptische Form der sogenannten Endvacuolen gelenkt.

---

1) Die kleine Form von Cl. Lunula gehört zu der Klebs'schen Unterart Cl. coloratum (Desmidieen Ostpreussens, p. 6) und lässt sich besonders an der bräunlichen Färbung der Membran und der Querbindenbildung erkennen.

2) Nach Rabenhorst (Flora Europaea Algarum III, p. 132) hat Perty dieselben Concretionen beobachtet an Cl. moniliferum Ehrb. Auch scheint mir bei Penium interruptum Bréb. nach de Bary's Angaben ein ähnlicher Fall vorzuliegen.

Als Vacuolen nämlich, welche vom strömenden Protoplasma und dem Chlorophyllkörper eingefasst werden und entsprechend den Fluctuationen in ersterem ihre Umrisse ändern, hat man bisher ganz allgemein die „Endbläschen" der Closterien betrachtet[1]).

Eine andere Ansicht über die „Natur" der Endbläschen möchte ich hier vertreten. Wir haben in ihnen keineswegs Vacuolen vor uns, sondern Theile des Zellsaftraumes, welche durch die Gestalt der Zelle und des Chlorophyllkörpers ihre eigenthümlichen Umrisse erhalten.

Wir wollen zunächst, um diese unsere Ansicht zu begründen, von dem Falle bei Closterium abstrahiren und uns eine genau ellipsoidische Zelle vorstellen, in derem Innern ein ellipsoidischer Chlorophyllkörper liegt, welcher an den beiden Enden durch paralle, auf der Längsachse der Zelle senkrechte Ebenen abgestutzt ist. Ausserdem, und dies sind die beiden Inhaltsbestandtheile, deren Gestalt von der starren Zellwand und dem Chlorophyllkörper abhängig ist, denken wir uns unsere schematische Zelle von einem protoplasmatischen Wandbelege, in welchem ein kleiner Zellkern liegt, ausgekleidet, und den übrig bleibenden Raum mit Zellsaft erfüllt (Taf. IX, Fig. 1). Die Zelle befindet sich in turgescentem Zustande, so dass Strömchen von Protoplasma an der Wand derselben hin und wieder fliessen.

Wir nehmen weiterhin an, dass der Chlorophyllkörper genau die Krümmung der Zellwand besitzt, und dass der Wandbeleg den Raum zwischen letzterer und dem Chlorophyllkörper vollständig erfüllt, ausgenommen an den beiden verjüngten Enden der Zelle. Hier allein bleibt ein Raum für den Zellsaft disponibel.

Vorausgesetzt, dass der protoplasmatische Wandbeleg auch in den verjüngten Zellenden dieselbe Breite constant beibehalten könnte, welche er zwischen Zellwand und Chlorophyllkörper anzunehmen gezwungen ist, so würde in jedem Ende unserer schematischen Zelle ein Zellsaft erfüllter Raum entstehen, welcher an seiner Basis von den Endflächen des Chlorophyllkörpers begrenzt wäre und in seiner

---

1) Conf. Nägeli: Einzellige Algen, p. 106; Cohn: Nova Acta etc. XXIV Bd. p. 230; de Bary, Conjugaten, p. 39 u. 43; Cramer: Hedwigia II, p. 64; Hofmeister: Pflanzenzelle p. 13 und 392; Falkenberg: Schenk's Handbuch der Botanik II, p. 295; Pfeffer: Pflanzenphysiologie, II. Bd., p. 400.

übrigen Gestalt genau derjenigen der Zellenden entsprechen müsste. Dies wird aber in Wirklichkeit nicht stattfinden, da durch das von allen Seiten erfolgende Zufliessen von Protoplasma nothwendigerweise eine Stauung desselben in den beiden Scheiteln der Zelle entstehen muss. In eben dem Verhältniss, in welchem Zustrom und Wegstrom von Protoplasma zu einander stehen, wird sich die Ansammlung desselben im Scheitel der Zelle vermehren oder vermindern, stets wird aber dort eine Verbreiterung des Wandbeleges resultiren und dadurch eine Verkleinerung und Gestaltveränderung des Zellsaftraumes herbeigeführt werden.

Selbstverständlich wird die Stärke der Protoplasmastauung von der Krümmung und Verjüngung der Zellenden abhängen: bei geringer Verdünnung derselben wird die Protoplasmaansammlung geringer, bei mehr ausgezogener Form mächtiger werden müssen. Dementsprechend wird in ersterem Falle der Zellsaftraum sich tiefer in das Ende der Zelle hinein erstrecken, in letzterem Falle durch eine grössere Menge Protoplasma von dem Scheitel getrennt sein. Eine erneute Stauung erleiden die aus dem Scheitel zurückkehrenden Protoplasmaströmchen an der Grenze des Chlorophylls und wiederum wird dadurch die Gestalt des Zellsaftraumes verändert. Bei constanter Grösse des Chlorophyllkörpers wird bei einer nicht näher ermittelten Krümmung und Verjüngung der Zellenden der Zellsaftraum Kugelgestalt annehmen und dann täuschend einer Vacuole ähnlich sehen· Entsprechend der fortwährenden Breitenänderung des Wandbeleges wird auch er fort und fort seine Umrisse ändern, genau so wie bei den Endbläschen der Closterien.

Aber auch der Chlorophyllkörper wird dadurch auf die Gestalt und überhaupt das Zustandekommen der Endbläschen von Einfluss, dass er bei gegebener Form der Zelle nur bis zu einer bestimmten Entfernung vom Scheitel derselben sich ausdehnt und je weiter er in das verjüngte Zellende hineinwächst, einen um so kleineren Raum für den Zellsaft übrig lässt. Ja, der Chlorophyllkörper kann sich in demselben Masse verjüngen, wie die Zelle, dann wird der übrig bleibende Raum ausschliesslich vom Wandbeleg occupirt, der Zellsaftraum fällt aus.

Dies kann bei flacher Krümmung der Enden bei einer noch ziemlich ansehnlichen Breite des Chlorophyllkörpers eintreten, dies

kann aber ebensowohl dann eintreten, wenn bei bedeutender Verjüngung der Zellenden der Chlorophyllkörper sich in demselben Masse verdünnt und soweit in den Scheitel der Zelle sich erstreckt, dass nur ein schmaler Raum für das Protoplasma übrig bleibt. Der letztere Fall kommt bei den Desmidieen nicht vor, wohl aber der erstere z. B. bei Penium Digitus (Fig. 7a, Taf. X).

Jedenfalls zeigt die vorstehende Betrachtung, dass bei einer Form der Zelle und bei einer Vertheilung und Gestaltung ihres Inhaltes, welche unserem Schema nahezu gleich kommt, nothwendig ein den Endbläschen der Closterien gleichgestalteter Zellsaft erfüllter Raum in jedem Zellende entstehen muss.

Die Endbläschen der Closterien sind also keinesfalls Vacuolen. Wir wollen nun zusehen, ob unser Schema uns ein allseitiges Verständniss der Verhältnisse sowohl in der ausgewachsenen Closteriumzelle (ich habe zunächst Cl. Lunula nnd Ehrenbergii im Auge), als auch in ihren einzelnen Entwickelungsstadien möglich macht und ob auch die unserem Schema weniger ähnlichen Formen sich demselben fügen.

Die Gestalt der Closteriumzelle dürfte bekannt genug sein, so dass ich auf eine Beschreibung derselben verzichten kann. Wir brauchen nur anzunehmen, dass unsere schematische Zelle sich halbmondförmig krümmt, um zu derjenigen Zellform zu gelangen, welche uns in den beiden genannten Arten (Cl. Lunula und Ehrenbergii) vorliegt.

Nicht so ohne weiteres können wir den scheinbar einzigen Chlorophyllkörper der Closterien mit demjenigen unseres Schemas vergleichen.

Je nach dem Entwicklungszustande der Closterienzelle und den Bedingungen, unter denen sie erwachsen ist, bietet ihr Chlorophyllapparat ein verschiedenes Ansehen dar. Der eine Fall ist der, dass ein einziger, der Krümmung der Zelle entsprechend gebogener und mit ihr sich verjüngender Chlorophyllkörper in derselben zu liegen scheint. Im Mittelpunkte der Zelle, also gleich weit von den Enden entfernt, beobachtet man keine Unterbrechung des grün gefärbten Inhaltes, welcher den hier liegenden Zellkern vollständig verdeckt (Taf. IX, Fig. 3). Weit häufiger begegnet man solchen Zellen, deren Chlorophyllmasse an der bezeichneten Stelle unter-

brochen ist, an welcher dann der Zellkern, gleichsam aufgehängt zwischen den beiden grünen Hälften, sichtbar wird (Taf. IX, Fig. 2).

In diesem Falle besitzt also eine Closteriumzelle zwei symmetrische Chlorophyllkörper, die je einer Zellhälfte zufallen. Ein solcher Chlorophyllkörper oder Chromatophor zeigt bei allseitiger Betrachtung folgenden von Nägeli[1]) und de Bary[2]) geschilderten Bau.

Wir haben an dem Chlorophyllkörper zu unterscheiden ein kegelförmiges Mittelstück, welches in der Achse der Zelle liegt und ihr entsprechend gekrümmt ist, und von diesem Mittelstück ausstrahlende Längsleisten, welche bis an die Wand der Zelle reichen und bei senkrecht stehenden Exemplaren als Radien vom Mittelstück nach der Peripherie verlaufen. Letzteres hat in dem an den Zellkern grenzenden Theil seinen grössten Durchmesser und wird nach den Zellenden zu immer schmächtiger, entsprechend der Abnahme des Zellumfanges.

Es reicht bis an die Endbläschen und schliesst dieselben, wie wir noch sehen werden, gegen den übrigen Saftraum der Zelle vollständig ab.

Die Leisten sind bei ihrem Ursprunge aus dem Mittelstück am dicksten und schärfen sich nach der Zellwand hin keilförmig zu, so dass sie schliesslich in dünne, ganzrandige oder ausgerandete Lamellen verlaufen. Am höchsten werden die Leisten dort, wo zwischen Mittelstück und Membran der grösste Zwischenraum liegt, also in der Mitte der Zelle. Sie werden niedriger, entsprechend der abnehmenden Weite der Zelle und endigen entweder dicht vor dem verjüngten Ende des Mittelstückes, welches „die Endvacuole“ begrenzt, oder ragen hier ebenso etwas über dasselbe hinaus, wie an dem anderen Ende, welches in der Mitte der Zelle liegt. Die Zahl der Leisten wechselt nicht nur von Art zu Art, sondern unterliegt auch bei derselben Species ziemlich weiten Schwankungen.

Die Vertheilung der Amylumheerde in dem Chlorophyllkörper übergehe ich, da sie für unsere Frage keine Bedeutung hat.

Wichtiger dagegen scheint es mir, zu erörtern, in welcher Weise das oben zuerst erwähnte scheinbare Verhalten des Chlorophyll-

---

1) Gattungen einzelliger Algen, p. 105.
2) Conjugaten, p. 41.

körpers sich mit dem eben geschilderten Auftreten von zwei symmetrischen, übereinstimmend gebauten Hälften in Einklang bringen lässt.

Die Sache verhält sich folgendermassen. Auch in den fraglichen Fällen liegen zwei symmetrische Chlorophyllkörper in der Closteriumzelle, welche aber dadurch zu einem einzigen verschmolzen zu sein scheinen, dass die Leisten in dem mittleren Theile der Zelle, in dem der Zellkern liegt, über diesen hinwegwachsen. Auf diese Weise berühren sich dann die verlängerten Leisten der beiden Chlorophyllkörper, ja sie können mit einander verwachsen und dann scheint in der That ein einziger Chlorophyllkörper vorhanden zu sein. Die beiden Mittelstücke vereinigen sich niemals, zwischen ihnen liegt stets der Zellkern, allerdings von den verschmolzenen Leisten verdeckt. Meistens kommt es nicht einmal zu einer Verwachsung derselben, wohl aber zu so inniger Annäherung, dass nur eine Untersuchung mit starker Vergrösserung die Existenz einer trennenden Spalte erweisen kann.

Zunächst ist klar, dass durch die geschilderte Structur des Chlorophyllkörpers für den Zellsaft weit mehr Raum disponibel wird, als bei unserem Schema. Zwischen je zwei einzelnen Leisten und dem die Membran berührenden Protoplasma wird eine mehr oder minder tiefe Rinne entstehen, welche sich mit Zellsaft erfüllen muss. Alle diese Rinnen stehen mit einander in Communication durch den Zellsaft erfüllten Raum, in welchem der Zellkern liegt. Ganz isolirt von diesen Safträumen muss aber in den beiden Enden je ein Endbläschen entstehen, da das Mittelstück des Chlorophyllkörpers einen vollständigen Abschluss gegen den übrigen Saftraum hervorbringt. Obgleich die Chlorophyllleisten meist über das Ende des Mittelstückes hinausragen, (Taf. IX, Fig. 5), wird dennoch dadurch keine offene Verbindung zwischen dem grossen Saftraum und den Endbläschen hergestellt, denn einmal vertheilen sich am dünnen Ende des Mittelstückes die Leisten auf eine kleinere Peripherie, stehen also dichter, und zweitens veranlassen sie bei ihrer geringen Erhebung nur die Entstehung einer seichten Rinne, welche vollständig von dem Wandbelege ausgefüllt wird, so dass kein Raum für den Zellsaft übrig bleibt.

So schiebt sich denn das Mittelstück, wie ein Kolben in einen

Cylinder, in das verjüngte Zellende hinein und gestattet zwischen sich und der Membran nur einen Durchritt des Protoplasmas. Eine offene Communication zwischen dem grossen Zellsaftraum, welcher durch die Leisten des Chlorophyllkörpers und die Membran begrenzt wird und der in den Enden liegenden Safträume besteht also nicht, ohne dass dadurch die Flüssigkeiten vollständig isolirt wären, da ja durch den Wandbeleg eine Verbindung erfolgen muss. Gegen eine offene Communication spricht auch die Thatsache, dass niemals Krystalle aus den Endbläschen in den übrigen Saftraum eintreten und ebensowenig umgekehrt. Der Eintritt der Kryställchen in die Endbläschen wird uns späterhin noch beschäftigen.

Somit sehen wir, dass Closterium durchaus unserem Schema entspricht, sowohl in der Gestalt der Zelle, als auch in den Bedingungen, welche durch den Chlorophyllkörper gegeben sind. Dann müssen wir aber in den Enden der Closterienzellen Zellsafträume vorfinden, welche von der Endfläche des Chlorophyllkörpers und dem protoplasmatischen Wandbelege eingefasst werden und dies ist wirklich der Fall.

Die Strömung des Wandbeleges, von Nägeli[1]) als Glitschbewegung bezeichnet, gehört, wie de Bary[2]) nachwies, zu den gewöhnlichen Bewegungserscheinungen des Protoplasmas und dürfte sich nur durch ihre Lebhaftigkeit von ihnen unterscheiden.

Ich verzichte darauf, mich hier auf eine Discussion des Begriffes „Vacuole" einzulassen, da erst zahlreichere Beobachtungen vorliegen müssen, um eine eingehendere Behandlung der angeregten Frage vornehmen zu können. Als Vacuolen dürfen wir aber schon deshalb die Endbläschen der Closterien nicht betrachten, weil sie nicht einmal allseitig von Protoplasma umgeben sind[3]).

Man hat bisher allgemein die Bewegung der Einschlüsse in den Endbläschen als Molecularwimmeln aufgefasst und gewiss kommt bei der Kleinheit der Krystalle eine Brown'sche Molecularbewegung mit ins Spiel, sie ist aber nicht die einzige Ursache der Tanzbe-

---

1) Pflanzenphys. Unters. I.

2) Conjugaten.

3) Conf. Hofmeister: Pflanzenzelle p. 5; Strasburger: Studien über das Protoplasma p. 20.

wegung. In anderer Weise erklärt Falkenberg[1]) die absonderliche Erscheinung. Nach ihm werden die Kryställchen „passiv von der Vacuolenflüssigkeit herumgetrieben, die sich ja selbst in Folge der beständigen durch die Plasmabewegungen bedingten Volumenänderungen in fortwährender Bewegung befindet".

Meine Ansicht geht dahin, in der Tanzbewegung der Gypskrystalle die Resultante zweier bewegender Kräfte zu erblicken. Einmal führen die Kryställchen Molecularbewegungen aus und zweitens wird der Zellsaft der Endbläschen durch die Protoplasmastauung in eine lebhafte Strudelbewegung versetzt, welche die kleinen Krystalle mit sich fortreisst. Ein Beweis für meine Anschauung lässt sich leicht erbringen, wenn man durch vorsichtigen Zusatz von Ammoniak die Protoplasmaströmung sistirt, ohne eine Zusammenziehung des Wandbeleges herbeizuführen. Dann wird auch die Tanzbewegung der Krystalle langsamer, da diese nunmehr ausschliesslich molecularen Kräften folgen, die zweite bewegende Ursache aber eliminirt ist.

Auch die Entwickelungsgeschichte der Endbläschen findet durch unser Schema ihre vollständigste Erklärung. Ich studirte das Auswachsen der durch Theilung isolirten Zellhälften zu neuen, vollständigen Individuen. Dabei muss ja in der neuen Hälfte auch ein neues Endbläschen entstehen, wie schon von de Bary hervorgehoben wurde.

Die Figuren 12a—g, Taf. IX veranschaulichen den Entwickelungsgang des neu entstehenden Endbläschens und bestätigen wiederum, dass dasselbe ein Zellsaft erfüllter Raum ist, dessen definitive, vacuolenartige Gestalt durch die Verjüngung des Zellendes und das Wachsthum des Chlorophyllkörpers bedingt wird.

Nach der Trennung der beiden Hälften einer sich theilenden Closteriumzelle beginnt die anfangs gerade Halbirungswand sich hervorzuwölben und zur neuen Zellhälfte auszuwachsen. In diese schiebt sich eher oder später der sich ergänzende Chlorophyllkörper hinein, wie ich an anderem Orte berichten werde, und dementsprechend wird auch eher oder später ein Zellsaftraum im Scheitel der neuen Zellhälfte entstehen müssen (Taf. IX, Fig. 12 u. Fig. 13).

---

1) Schenk's Handbuch II, p. 295.

Aus unseren Figuren geht auf das Deutlichste hervor, dass sich der Zellsaftraum, welcher in Fig. 12a zwischen dem sich hervorwölbenden Scheitel und dem Chlorophyllkörper liegt, durch die fortschreitende Verjüngung des ersteren und durch das Wachsthum des letzteren schliesslich in das Endbläschen verwandelt, in welches nach und nach die Kryställchen eintreten.

Zuweilen unterbleibt das Wachsthum des Chlorophyllkörpers, während die junge Zellhälfte ihre definitive Gestalt annimmt. Dann entsteht auch kein Endbläschen, sondern ein grosser, Zellsaft erfüllter Raum, in welchem die Kryställchen in Brown'scher Bewegung hin- und herwimmeln (Fig. 12h).

Auch jetzt wird der grosse Raum von dem Chlorophyllkörper und dem Wandbelege begrenzt und ist von einem normalen Endbläschen nur in seiner Gestalt verschieden, bei seiner Entstehung wirken genau dieselben Umstände, wie bei dem Zustandekommen der Endbläschen.

Eine wichtige Frage knüpft sich noch an die Entwickelungsgeschichte derselben an, nämlich die, wie kommen die Krystalle in die „Tanzstübchen" hinein.

In denselben entstehen niemals neue Krystalle, sondern alle, welche wir darin vorfinden, gelangen bereits in fertigem Zustande hinein. Selbst ein Wachsthum der hier befindlichen Krystalle dürfte bei ihrer lebhaften Bewegung kaum möglich sein. Sie bilden sich also in einem anderen Theile der Zelle und zwar, wie es scheint, in den Rinnen zwischen den Leisten des Chlorophyllkörpers. Hier liegen sie oft in grosser Zahl, bewegen sich in dem Zellsaft hin und her und werden gelegentlich vom lebhaft strömenden Wandbelege aufgenommen und den Enden zugeführt. Oft werden dabei die Krystalle durch ihre Schwere an bestimmten Punkten der Strombahn festgehalten, oft werden sie aus einem scheitelwärts fliessenden Strome in einen entgegengesetzt strömenden Theil des Wandbeleges gedrängt, so dass es eine harte Probe für die Geduld des Beobachters ist, einen Krystall wirklich bis zu seinem Eintritte in das Endbläschen zu verfolgen. Sobald die Krystalle in das farblose Ende der Zelle eingewandert sind, beobachtet man an ihnen ähnliche Erschei-

nungen, wie an den Rotationskörpern der Charen[1]). Die Krystalle werden nur vom lebhaft strömenden Protoplasma mit fortgerissen, sobald sie aber in eine ruhige Schicht desselben gelangen, sinken sie in Folge ihrer Schwere in den Zellsaftraum hinab. Während aber bei den Charen die Rotationskörper in der Indifferenzschicht des Saftraumes sich nicht schwebend erhalten können und in den diametral entgegenliegenden Strom weiter hinabsinken, verbleiben die Gypskrystalle in dem Endbläschen. Ihrem specifischen Gewichte nach müssten sie in dem wässrigen Zellsafte untersinken, wenn sie nicht bei ihrem Eintritte in das Endbläschen von dem Strudel der sogenannten Vacuolenflüssigkeit erfasst und festgehalten würden. Daher erklärt es sich, dass bei den Closterien die Krystallansammlungen nicht nach dem erdwärts gelegenen Theile des Saftraumes hinabsinken, sondern immer nahezu in dessen Mitte verweilen. Würden die Körnchen nur durch Molecularkräfte bewegt, dann müssten sie bei ihrer Schwere eine möglichst tiefe Lage einnehmen und immer in diese beim Rollen der Zelle zurückkehren. Dies tritt aber hier nicht ein, wohl aber bei den später zu beschreibenden Gattungen Cosmarium und Pleurotaenium, bei welchen die Zellflüssigkeit in keine Strudelbewegung versetzt wird.

Wir können also ganz bestimmt sagen, dass die Krystalle in der Zelle entstehen und durch den Protoplasmastrom dem Ende zugetrieben werden, woselbst sie in Folge ihrer Schwere in den Zellsaftraum hinabsinken. Nicht jeder Krystall, welcher in das Ende gelangt, tritt in das Endbläschen ein, es geschieht dies nur dann, wenn er zeitweise in ruhende Partien des Protoplasmas zu liegen kommt. Oft sieht man, wie die Krystalle, ohne in den Saftraum sich herabgesenkt zu haben, von dem zurückströmenden Protoplasma wieder aus dem Zellende weggeführt werden.

Näheres über die Entstehung der Krystalle vermag ich gegenwärtig nicht anzugeben und verweise im Uebrigen auf die Schlussbetrachtung.

Mit wenigen Worten wollen wir endlich noch einige andere Species der Gattung Closterium betrachten.

In systematischen Werken findet man zahlreiche Notizen über

---

1) Hofmeister: Pflanzenzelle p. 43.

die Gestalt und den Körnchenreichthum der Endbläschen, so dass ich auf eine Beschreibung der einzelnen Formen verzichten kann.

Bei allen von mir untersuchten Arten fand ich meine Anschauungen bestätigt, auch macht schon de Bary[1]) darauf aufmerksam, dass bei „schmalen Closterien mit lang ausgezogenen Zellenden, relativ kurzen Chlorophyllkörpern und spärlichem Wandplasma die Vacuolen langgestreckt sind, der Gestalt der Zellenden conform". Hierfür als Beispiel nenne ich Cl. juncidum (Fig. 8 Taf. IX) und Cl. Dianae (Fig. 9). Bei vielen Arten, so Cl. Ralfsii (Taf. IX, Fig. 7), Cl. moniliferum, welche Cl. Lunula in ihrer Zellgestalt am nächsten stehen, haben auch die Endbläschen dieselbe Form wie dort.

Wenn das Zellende sehr lang ausgezogen ist, wie z. B. bei Cl. rostratum (Taf. IX, Fig. 11), dann nähert sich das Endbläschen in seiner Gestalt dem der schmalen Formen, wie Cl. juncidum. Bei seinem geringen Durchmesser wird der Schnabel vollständig vom Protoplasma erfüllt und erst bei einer gewissen Breite des ersteren entsteht das Endbläschen, welches dann sehr weit vom Ende entfernt liegt, aber durchaus der Zusammenwirkung derselben Factoren seine Entstehung verdankt, wie bei den übrigen Arten.

Bei den kleineren Formen tritt in der Structur des Chlorophyllkörpers vielfach insofern eine Vereinfachung ein, als die Leisten vor dem Ende des Mittelstückes sich verflachen oder überhaupt fehlen. Dann entspricht der Chlorophyllkörper erst recht unserem Schema.

II. Die übrigen Desmidieen.

Während für die Krystalle in den Closteriumzellen bereits durch de Bary's Untersuchungen eine Zusammensetzung aus schwefelsaurem Kalk wahrscheinlich gemacht worden war, die ich denn auch durch eine eingehendere microchemische Analyse definitiv erweisen konnte, liegen für die übrigen Desmidieengenera nur beiläufige Notizen vor, welche sich über das Vorkommen der krystallähnlichen

1) Conjugaten.

Bildungen verbreiten, aber nicht auf die chemische Natur derselben eingehen. Ich werde bei der Besprechung der einzelnen Gattungen die nöthigen Litteraturnachweise beibringen und will nur noch einige Bemerkungen über den Gang meiner microchemischen Untersuchung vorausschicken.

Es wäre erwünscht gewesen, auch bei den anderen Desmidieen dieselbe Untersuchungsmethode in Anwendung zu bringen, wie bei Closterium, wenn nicht durch das Material selbst einer derartigen Durchführung der Analyse bedenkliche Hindernisse in den Weg gestellt worden wären. Die Einwirkung der oben namhaft gemachten chemischen Reagentien wurde auch hier sorgfältig und ohne Schwierigkeit studirt, nur glaubte ich, von der Behandlung der Algen mit Chlorbaryum Abstand nehmen zu dürfen, da bereits die anderen Reactionen genügten, eine definitive Entscheidung über die Natur der Krystallbildungen herbeizuführen.

Ungleich schwieriger, ja geradezu unausführbar, war dagegen eine Prüfung derselben auf ihre Unverbrennlichkeit und zwar aus folgendem Grund.

Wie bereits de Bary[1]) erwähnt, enthalten die Membranen der Closterien (besonders derjenigen Arten mit gestreifter Membran) Mengen von unverbrennlicher Substanz eingelagert, so dass nach dem Glühen die Closterien sich leicht wiederfinden lassen und nunmehr eine Prüfung der in dem Membranskelet verbliebenen Krystalle ohne die Gefahr einer Verwechselung erfolgen kann. Bei den übrigen Desmidieen dagegen entbehrt, wie ich mich überzeugen konnte, die Zellwand einer nennenswerthen Einlagerung von anorganischer Substanz, so dass die Zellen nach der Verbrennung, auch wenn dieselbe nur mit einzelnen Individuen auf dem Deckglase vorgenommen wurde, nicht wieder zu erkennen sind. Zuweilen bleibt allerdings ein äusserst feines Häutchen zurück, allein der Phantasie ist hier ein zu weiter Spielraum eröffnet, als dass unter den genannten Umständen die auf diesem Wege gewonnenen Resultate Anspruch auf wissenschaftliche Genauigkeit machen könnten. Ich zog es deshalb nach vielen vergeblichen Versuchen vor, den Beweis für die anorganische Natur der Kryställchen auf anderem Wege zu

1) l. c. p. 38.

erbringen und glaubte folgenden Untersuchungsgang als genügend und durchaus zuverlässig einschlagen zu dürfen.

Zunächst stellte ich die Unlöslichkeit oder Löslichkeit der Krystalle in Schwefelsäure fest. Damit war schon viel gewonnen, denn die Unlöslichkeit in dem genannten Reagens entschied gegen eine Zusammensetzung aus Carbonaten oder Oxalaten.

Hierauf benutzte ich Essigsäure, um durch ihre Einwirkung weiteren Aufschluss über die chemische Natur der vorliegenden Krystalle zu erlangen. In gleicher Weise wendete ich endlich Salzsäure, Salpetersäure und Kali an. Schliesslich gewährte die äussere Aehnlichkeit der zu untersuchenden Gebilde mit den Gypskrystallen der Closterien, eine willkommene, wenn auch nicht zu überschätzende Bestätigung der microchemischen Befunde.

Nach dem bei Closterium Erörterten können kaum noch Bedenken gegen die Zuverlässigkeit des beschriebenen Untersuchungsganges erhoben werden, nur dürfte der schuldig gebliebene Nachweis der Unverbrennlichkeit ihm zum Vorwurfe gereichen. Soviel ich aber mich orientiren konnte, leistet die Unlöslichkeit in Schwefelsäure eine genügende Garantie für die anorganische Natur der Krystalle.

Ich schloss demnach stets auf Gyps, wenn die vorliegenden Bildungen sich in Schwefel- und Essigsäure als unlöslich erwiesen, wenn sie von Salz- oder Salpetersäure in der Hitze sofort, in der Kälte erst nach längerer Zeit gelöst und von Kali erst nach längerem Stehen angegriffen wurden.

Bei denjenigen Gattungen, bei denen mehrere Species zur Untersuchung vorlagen, wurden alle Reactionen mindestens an einer Art durchgemacht und bei den anderen jedenfalls Essigsäure und Schwefelsäure in ihrer Einwirkung geprüft. Im letzteren Falle wurde zuerst das Präparat mit Essigsäure behandelt und dann genau beobachtet, dass bei Zusatz von Schwefelsäure keine Lösung der in ersterem Reagens unlöslichen Krystalle eintrat. Hierdurch wurde in erwünschtester Weise dargethan, dass nur Gypskrystalle und nicht etwa gleichzeitig auch Oxalatkrystalle in den Desmidieen vorhanden waren.

1. Cosmarium Corda.

Die Untersuchung erstreckt sich auf folgende Arten: C. Cucumis Corda, C. Meneghinii Bréb., C. margaritiferum Menegh., C. Botrytis Menegh. und C. pachydermum Lundell. Schon seit langer Zeit kennt man bei Cosmarien das Vorkommen, kleiner, in lebhafter Molecularbewegung durcheinander wimmelnder Körnchen, welche den zwischen dem Chlorophyllkörper und der Membran liegenden, Zellsaft führenden Raum oft gänzlich erfüllen[1]) und bei schwacher Vergrösserung schwarz gefärbt erscheinen lassen (Taf. IX, Fig. 20).

Eine chemische Untersuchung dieser Einschlüsse unternahm bisher nur de Bary und fand, dass sie in Mineralsäuren und Essigsäure ohne Blasenentwickelung sich lösen. Ebenso bewirkten Alkalien sofortige Lösung. In Alcohol waren die Körnchen unlöslich, in der Glühhitze wurden sie zerstört. De Bary gelangt zu dem Schlusse, dass den so reagirenden Körperchen jedenfalls eine andere Zusammensetzung zukommt, als den Krystallen der Closterien, lässt sich aber auf eine weitere Discussion über die Natur der ersteren nicht ein.

Cramer[2]) folgert allein aus der äusseren Aehnlichkeit der Cosmarienkörnchen mit den Closteriumkrystallen die Analogie der beiden Bildungen.

Die Untersuchungen Lanzi's über die Malaria, welcher die in absterbenden Algenzellen der pontinischen Sümpfe vorkommenden, kleinen, beweglichen Körnchen für das Auftreten des Sumpffiebers verantwortlich machen möchte, veranlassten Loew, seine Beobachtungen an Cosmarien mitzutheilen[3]). Er bringt die kleinen Körnchen mit einer Zersetzung der abgestorbenen Cosmariumzelle in Zusammenhang und unterscheidet unter ihnen zwei Formen.

Unregelmässig gestaltete, schwach eckige Körnchen und regelmässig runde Kügelchen von protoplasmatischer Natur. Ueber die

---

1) Conf. Focke: Physiologische Studien, I. Heft, p. 44; Nägeli: Einzellige Algen p. 118 und Pflanzenphysiologische Untersuchungen p. 51; de Bary: Conjugaten p. 43; Cramer: Hedwigia, II. Bd., p. 64; Loew: Bot. Zeit. 1878 p. 637; Klebs: Desmidieen Ostpreussens, Taf. III, Anm.

2) l. c.

3) Sitzungsber. des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg 1876, auch Bot. Zeit. 1878, p. 637.

chemische Beschaffenheit der eckigen Formen finde ich bei Loew keine Nachricht, während er die grosse Aehnlichkeit der Kügelchen mit Bacterien, die sich sowohl in der Gestalt als besonders auch in der Bewegungsweise aussprechen soll, nachdrücklich hervorhebt. Loew mahnt selbst zur äussersten Vorsicht in dieser Frage und hält, wie schon berichtet, die ganze Erscheinung für einen Zersetzungsvorgang.

Auch Klebs[1]) betrachtet, entgegen der Cramer'schen Ansicht, die Erfüllung der Cosmarien mit wimmelnden Körnchen als ein Zeichen der Zersetzung.

Meine eigenen Studien bestätigten zunächst das Vorhandensein der beiden von Loew unterschiedenen Formen, die ihren Reactionen nach aus derselben Substanz bestehen, und belehrten mich ausserdem, dass Gypskrystalle unter denselben oft in grosser Menge vorkommen, dass überhaupt bei Cosmarium Einschlüsse von schwefelsaurem Kalk nicht zu den Seltenheiten gehören (Taf. IX, Fig. 17, 18).

Die microchemische Untersuchung einer grossen Anzahl von Cosmarien überzeugte mich, dass die einzelnen Individuen sich oft sehr verschieden verhalten. So habe ich mehrere Exemplare untersucht, die weder Gypskrystalle noch Körnchen, welche die von de Bary geschilderten Reactionen zeigten, enthielten und überhaupt keine abnormen Einschlüsse führten. Weiterhin begegnete ich Cosmarien, in denen nur Gypskrystalle, allerdings oft nur wenige, vorkamen. Drittens constatirte ich, dass die Cosmarien zuweilen nur kleine Körnchen (in den beiden von Loew erkannten Formen) einschliessen, welche die von de Bary erwähnte Löslichkeit besitzen; solche Exemplare scheinen dem Genannten ausschliesslich vorgelegen zu haben (Taf. IX, Fig. 16). Hier handelt es sich meistens um einen Zersetzungsprocess.

Endlich beobachtete ich in solchen sich anscheinend zersetzenden Individuen das gleichzeitige Vorhandensein von Gypskrystallen. Bei einiger Uebung gelingt es unschwer, die letzteren schon bei der microscopischen Prüfung unter den eckigen und kugeligen Körpern welche weitaus den grössten Bestandtheil der Körnchenansammlungen in den Cosmarienzellen darstellen, herauszufinden. Auf den ersten

1) l. c.

Blick könnte man geneigt sein, die von Loew beschriebenen, eckigen Körperchen für Krystalle zu halten, allein sie zeigen in ihrem schwachen Lichtbrechungsvermögen auch optisch die grösste Aehnlichkeit mit den kugeligen, kleinen Körnchen. Die Gypskrystalle lassen sich leicht durch ihren Glanz herausfinden und bleiben an Grösse hinter den eckigen Loew'schen Körnern zurück.

Behandlung mit Chemicalien verschafft uns hierüber vollständige Klarheit.

Die Gypskrystalle der Cosmarien besitzen dieselbe Gestalt wie diejenigen in den Closterienzellen, so dass ich auf die bei Closterium mitgetheilten Thatsachen verweisen kann.

Von grosser Wichtigkeit scheint mir die Frage nach der chemischen Natur der kugeligen Körnchen und eckigen Körperchen. Vorausgreifend will ich erwähnen, dass bei Pleurotaenium dieselben Gebilde oft in unendlichen Mengen den ganzen Zellraum erfüllen, und dass ich auch bei dieser Desmidie mir eine gründliche Untersuchung der kleinen Körperchen angelegen sein liess.

Gleichwohl bin ich nicht in der Lage, über ihre chemische Natur mehr auszusagen, als was schon der Augenschein lehrt, dass sie aus organischen Verbindungen bestehen. Uebrigens konnte ich constatiren, dass die Pleurotaenien und Cosmarien, welche sich dicht mit diesen Gebilden erfüllt erweisen, durchaus nicht abgestorben sind; ja es dürften sich in der Schlussbetrachtung einige Anhaltepunkte für die Ansicht geltend machen lassen, dass die Körnchen vorwiegend in solchen Zellen auftreten, welche sich lange nicht theilen konnten, dass sie also unverbrauchte oder ausgeschiedene organische Substanz darstellen, welche sich im Innern der Zelle ansammelt. Dafür spricht besonders noch der Umstand, dass die bei Zygnema vorkommenden glänzenden Kügelchen, welche man geneigt sein möchte, für fettes Oel zu halten, durchaus dieselben Reactionen zeigen, wie die Körnchen der genannten Desmidieen.

Bei Zygnema stellinum und unter anderen auch bei Cosmarium, Micrasterias und Euastrum liegen nämlich in dem Protoplasma oder in dem Zellsaftraume kleine, glänzende Kügelchen (Taf. IX Fig. 14 und 15, Taf. X Fig. 6), welche keineswegs mit einer Zersetzung im Zusammenhang stehen, sondern Producte des Stoffwechsels zu sein scheinen. Ihre chemische Natur konnte ich nicht näher ermitteln,

nur überzeugte ich mich, dass sie dieselben Eigenschaften besitzen, wie die Zersetzungskörperchen der Pleurotaenien und Cosmarien. Als „Zersetzungskörperchen“ oder als Körnchen schlechthin werde ich weiterhin die beiden Formen von wimmelnden Körnchen bezeichnen, welche in den genannten Desmidieen vorkommen. „Zygnemakügelchen“ nenne ich die oben geschilderten Einschlüsse bei Zygnema etc. Zygnemakügelchen und Zersetzungskörperchen stehen zu einander in sehr nahen Beziehungen, über welche ich mich in der Schlussbetrachtung verbreiten werde.

Da ich es für unmöglich hielt, mit Hülfe von chemischen Reactionen die Natur der Zersetzungskörperchen definitiv zu bestimmen, so beschränkte ich mich auf die Anwendung der gebräuchlichsten Lösungsmittel und begnügte mich, endgültige Beweise für die organische Beschaffenheit der fraglichen Körnchen zu erbringen. Wie bereits de Bary für Cosmarium constatiren konnte, werden dieselben durch Glühen vernichtet, ich fand dasselbe für die Zersetzungskörperchen bei Pleurotaenium, welche sich in Mineralsäuren, Essigsäure und Alkalien ebenso verhalten wie die Cosmariumkörnchen. In den Chloridlösungen der alkalischen Erdmetalle lösten sich die Körperchen gleichfalls, ebenso in Glycerin. Mit Jod und Jodkalium färbten sich dieselben, falls sie nicht sofort gelöst wurden, schwach gelb, speicherten aber andere Farbstoffe nicht auf.

Die Lösung der Zersetzungskörperchen wurde besonders bei den grösseren, stumpfeckigen Formen genauer studirt und es stellte sich heraus, dass die lösende Wirkung der Reagentien nicht zuerst die Oberfläche der Körperchen traf, sondern dass ein Aufquellen der Lösung voranging. In allen den genannten Lösungsmitteln konnte man bei langsamer Steigerung der Concentration die einzelnen Stadien der Auflösung sorgfältig verfolgen. Besonders auffallend dürfte das Verhalten der Zersetzungskörperchen in gewöhnlichem Wasser zu nennen sein. Auch in diesem lösen sie sich nach vorheriger Quellung. Ich will die Einwirkung des Wassers etwas genauer schildern, mit dem Bemerken, dass die gleichen Erscheinungen auch bei der Anwendung aller der oben namhaft gemachten Reagentien mehr oder minder deutlich auftreten. Man braucht eine Pleurotaenium- oder Cosmariumzelle im Wasser nur zu zerdrücken, um dann die Lösung der herausgepressten Zersetzungskörperchen studiren

zu können. Auch die in der Zellmembran verbleibenden Körnchen unterliegen bald der auflösenden Wirkung des eingedrungenen Wassers.

Nach kurzem Verweilen in demselben tritt im Centrum des Körperchens ein wassererfüllter Hohlraum auf, welcher nach und nach an Umfang zunimmt. Das anfangs solide Kügelchen wird dadurch in eine Hohlkugel verwandelt, welche endlich platzt. Dabei zertheilt sich die Subtanz in kleinere Portionen, welche dann von aussen eine gänzliche Lösung durch das Wasser erfahren.

Diese Art der Lösung spricht durchaus dafür, dass die Zersetzungskörperchen aus quellungsfähiger Substanz bestehen, welche sich aber nicht näher bezeichnen lässt. Jedenfalls haben wir in den Zersetzungskörperchen keine Bacterien vor uns und ebenso wenig dürfte jenen harmlosen Körnchen als Krankheitserregern eine Bedeutung beizumessen sein.

Die Zygnemakügelchen zeigen genau dieselben Löslichkeitsverhältnisse und werden auch im Wasser in gleicher Weise gelöst. Schon ein leiser Druck auf das Deckglas genügt, um die Zygnemakügelchen und die Zersetzungskörperchen in viele kleinere Körnchen zu zertheilen, eine weitere Uebereinstimmung zwischen den in ihrem Auftreten so verschiedenen Gebilden.

Die Gypskrystalle sowohl als die Zersetzungkörperchen finden sich bei Cosmarium im ganzen Zellsaft erfüllten Raume vor und sammeln sich bei reichlichem Auftreten zu grösseren Haufen an, welche lebhafte Wimmelbewegung zeigen und das Aussehen von Vacuolen annehmen, obgleich die Körnchen, wie bereits de Bary erwähnt, nur im Zellsafte vorkommen.

Nach Loew sollen dieselben bei Cosm. Botrytis zuerst an der Peripherie der Zelle sich einfinden und sich dann centripetal verbreiten.

Diese Beobachtung kann ich nicht bestätigen; das erste Auftreten der Zersetzungskörperchen und Krystalle ist nicht an bestimmte Stellen gebunden, so weit eben nicht durch die Chlorophyllkörper der Zellraum bereits ausgefüllt wird. Höchstens lässt sich eine Bevorzugung des zwischen den beiden Chlorophyllkörpern einer Zellhälfte liegenden Saftraumes in Bezug auf die Körnchenansammlung erkennen.

Es erübrigt noch, zu entscheiden, in welchem Zusammenhang die Gypskrystalle und Körnchen unter einander und überhaupt mit dem Lebensprocess in der Algenzelle stehen.

Da wir noch bei anderen Desmidieen ähnlichen Erscheinungen begegnen werden, so halte ich es für angezeigt, erst die übrigen untersuchten Genera zu behandeln und dann am Schlusse in einer allgemeinen Betrachtung die angeregte Frage, soweit wir gegenwärtig überhaupt vermögen, zu discutiren.

2. Micrasterias Ag.

Folgende Arten standen mir zur Verfügung: M. rotata Ralfs, M. truncata Bréb. und M. Crux Melitensis Ralfs.

Ueber das Vorkommen von Krystallen bei Micrasterias ist bisher nichts bekannt, dagegen beschreibt Focke[1]) die Wanderung kleiner Körnchen, jedenfalls der Gypskrystalle, aus einer Zellhälfte in die andere und Cramer[2]) schildert bei M. truncata eine ähnliche Zersetzungserscheinung, wie die der Cosmarien. Bei Micrasterias konnte ich dasselbe Verhalten in Bezug auf die Anwesenheit von Gypskrystallen constatiren, wie bei Cosmarium. Es kamen Individuen zur Beobachtung, welche sich vollständig frei von Krystallen erwiesen, während allerdings die Mehrzahl der untersuchten Exemplare oft recht beträchtliche Mengen von Gypskrystallen enthielt, welche in dem sehr lebhaft strömenden, protoplasmatischen Wandbelege hin- und hergeführt wurden und zuweilen, wie bereits Focke sah, aus einer Zellhälfte in die andere gelangten. Besonders an grossen Exemplaren von M. rotata, die allem Anscheine nach seit langer Zeit sich nicht getheilt hatten, war der Reichtum an Gypskrystallen oft ein überraschend grosser (Taf. X, Fig. 1a u. b). Die Krystalle erlangen hier eine beträchtlichere Grösse als bei Closterium. Zuweilen finden sich recht stattliche Krystallindividuen vor. Im Allgemeinen liegen sie in den Strombahnen des Protoplasmas oder in dem allerdings nur niedrigen Zellsaftraum zwischen Chlorophyllkörper und Membran. Bei der Schnelligkeit, mit welcher sie von

1) Physiol. Studien I, p. 48.
2) Hedwigia II, p. 64 und Taf. XII, Fig. 4a.

der Strömung fortgeführt werden, gewinnt es den Anschein, als ob eingewanderte, autonom bewegliche Parasiten vorlägen, allein die microchemische Untersuchung lässt über die Gypsnatur der fraglichen Körperchen keine Zweifel bestehen. Im Mittellappen von M. rotata bilden sich ähnliche, ihre Umrisse ändernde, Zellsaft erfüllte und Krystalle führende Räume, wie bei Closterium, die man geneigt sein möchte, als Vacuolen anzusprechen. Auch hier lassen sich die Verhältnisse in gleicher Weise erklären wie bei Closterium, so dass ich auf diesen Punkt nicht weiter einzugehen brauche (Taf. X, Fig. 1a).

Zersetzungserscheinungen konnte ich nur in ihren Anfangsstadien auffinden und suchte auch nicht weiter danach, da das Vorhandensein von Krystallen in gesunden Zellen sich leicht constatiren liess. In allen untersuchten Exemplaren habe ich dagegen kugelige Bildungen beobachtet, die sich genau wie die für Zygnema (conf. Cosmarium) beschriebenen verhielten und jedenfalls mit dem normalen Lebensprocess der Zelle im Zusammenhang stehen (Taf. X, Fig. 6).

3. Euastrum Ehrb.

Ich untersuchte E. oblongum Ralfs, E. elegans Ktz., E. verrucosum Ehrb. Auch für Euastrum fehlen bisher Untersuchungen über das Vorkommen von Gypskrystallen.

Dieselben scheinen hier viel seltener aufzutreten als bei den bisher behandelten Gattungen. Ich konnte bei dem im Ganzen spärlichen Material eine Anzahl gesunder Individuen untersuchen, welche sich vollständig frei von Krystallen erwiesen, aber stets die Zygnemakügelchen enthielten.

Ein einziges Mal habe ich eine Zersetzungserscheinung nach Analogie von Cosmarium beobachtet und neben den bekannten Körnchen eine bedeutende Anzahl von grossen Gypskrystallen nachgewiesen.

Jedenfalls wird bei reichlicherem Material für Euastrum ein gleiches Verhalten in Bezug auf Gypseinschlüsse sich herausstellen, wie bei Micrasterias und Cosmarium. Immerhin konnte ich auch hier den Nachweis liefern, dass Gypskrystalle gelegentlich zur Ausscheidung gelangen und zwar unter denselben Verhältnissen, wie bei den beiden letztgenannten Gattungen.

4. Staurastrum Meyen.

Auch von dieser Gattung standen mir nur wenige Exemplare zur Verfügung, die sich auf folgende drei Arten vertheilen: St. muticum Bréb., St. polymorphum Bréb. und St. punctulatum Bréb.

Nägeli[1]) hat, wie es scheint, bei dieser Gattung eine Zersetzung beobachtet, die sich durchaus so äusserte, wie bei Cosmarium.

Mir sind weder derartige Vorkommnisse begegnet, noch konnte ich Gypskrystalle in den untersuchten Individuen nachweisen. Bei der Kleinheit der Zellen wäre es immerhin möglich, dass winzige Kryställchen von schwefelsaurem Kalk in ihnen sich ablagerten, welche einer microscopischen Untersuchung entgehen könnten. Vorläufig muss ich Staurastrum als frei von Gypskrystallen bezeichnen.

5. Desmidium Ag. und Hyalotheca Ehrb.

Ich untersuchte Desmidium Swartzii Ag. und Hyalotheca dissiliens Bréb.

Von ersterem stand mir ziemlich reichliches Material zu Gebote, welches keine Spur von Gypskrystallen erkennen liess. Ebensowenig fand ich solche bei Hyalotheca. Auch Kalkoxalatkrystalle kommen hier nicht vor.

Bei beiden Gattungen konnte ich dagegen kleine, im Zelllumen wimmelnde Körnchen beobachten, welche nach allem Bisherigen den Zygnemakügelchen zu entsprechen scheinen.

Weiteres hierüber werde ich in der Schlussbetrachtung mittheilen.

6. Pleurotaenium Naeg.

Ich untersuchte Pl. nodulosum de Bary (Pl. crenulatum Rabh.), welches ich in reichlichen Mengen cultiviren konnte.

Wie bei Closterium findet sich auch bei Pleurotaenium regelmässig in jedem Zellende ein von wimmelnden Körnchen erfüllter, kugeliger Hohlraum, welcher bei seinem constanten Vorhandensein als diagnostisches Merkmal verwerthet wird.

---

1) Pflanzenphys. Unters. p. 51.

Eine chemische Untersuchung der beweglichen Einschlüsse liegt nicht vor. Sehr oft begegnet man, wie auch schon Focke[1]) berichtet, Individuen, die ihrer ganzen Länge nach mit wimmelnden Körnchen erfüllt sind und dann bei schwacher Vergrösserung schwarz erscheinen (Taf. X, Fig. 2). Bei genauerer Prüfung wird man fast in einem jedem Exemplar mehr oder minder zahlreiche Körnchen auch ausserhalb der „Endbläschen" vorfinden. Diese „Endbläschen" unterscheiden sich aber in ihrer Lage wesentlich von denjenigen bei Closterium.

Wie aus den Bildern bei Nägeli[2]) und meinen Zeichnungen (Taf. X, Fig. 3) ersichtlich, liegen bei Pleurotaenium die sogenannten Vacuolen nicht im farblosen Protoplasma, sondern noch innerhalb der Chlorophyllbänder.

Der Chlorophyllkörper besteht bei Pleurotaenium aus einzelnen, zuweilen anastomisirenden, wandständigen, nahezu geraden Bändern, welche durch die ganze Länge der eingeschnürten Zelle verlaufen. Der Zellkern liegt innerhalb der Chlorophyllbänder, genau an der Einschnürung der Zelle.

Diese reichen bis dicht an das abgeflachte Ende der Zellhälften und lassen zwischen sich und der Membran nur Raum für einen dünnen Wandbeleg. Sie biegen an der genannten Stelle rechtwinklig um, ohne dass diese kurzen Schenkel sich mit ihren Enden berührten. Dadurch entsteht ein kleiner, cylindrischer Eingang in den Zellsaft erfüllten Raum und zwar zunächst in das Endbläschen (Taf. X, Fig. 3a u. b). Dessen Entwickelungsgeschichte soll uns später näher beschäftigen, vorerst wollen wir die chemische Natur der wimmelnden Körnchen bestimmen.

Wir haben unter ihnen zwei Sorten zu unterscheiden, nämlich Gypskrystalle und Zersetzungskörperchen. Die ersteren erfüllen fast ausschliesslich die „Endbläschen" und finden sich im übrigen Raume der Zelle in derselben Häufigkeit vor, wie bei Closterium. Bei den dicht mit Körnchen erfüllten Individuen lassen sich die Krystalle leicht unter den Körnchenansammlungen im ganzen Lumen der Zelle nachweisen, treten aber in ihrer Zahl hinter den anderen Gebilden,

---

1) Physiologische Studien I, p. 56.

2) Gattungen einzelliger Algen, Taf. VI. Fig. A.

den Zersetzungskörperchen, zurück. Diese fehlen niemals, auch nicht, wenn, bei schwacher Vergrösserung, nur die Anhäufungen der Gypskrystalle in den Enden vorhanden zu sein scheinen. In dem axilen Saftraume begegnet man stets einer mehr oder minder grossen Zahl von Zersetzungskörperchen.

Für diese gilt das bei Cosmarium Gesagte. Einige weitere Bemerkungen werden in der Schlussbetrachtung zu finden sein. Dort soll auch die Frage erörtert werden, ob bei Pleurotaenium bei massenhafter Erfüllung mit Körnchen ein Zersetzungsprocess vorliegt oder nicht.

Wir wollen nunmehr die Endbläschen in einer ausgebildeten Zelle uns näher ansehen und dann ihre Entwickelungsgeschichte verfolgen. Sie werden nach dem Scheitel der Zelle zu von den umgebogenen Enden der Chlorophyllbänder und von dem Protoplasma, an den Seiten ebenfalls von den ersteren und dem zwischen den einzelnen Bändern frei liegenden Wandbelege begrenzt (Taf. X, Fig. 3).

Nach der Mitte der Zelle zu fehlt jede Begrenzung, die Endbläschen gehen unvermittelt in den übrigen Zellsaftraum über. Hieraus schon erkennen wir, dass auch bei Pleurotaenium keine Endvacuolen vorliegen, sondern kugelig begrenzte Theile des Saftraumes. Bei längerer Betrachtung sieht man, dass die längsverlaufenden Chlorophyllbänder dort, wo sie an das Endbläschen grenzen, der Gestalt des letzteren entsprechend concav ausgehöhlt sind, gewissermassen als ob sie sich in ihrem Wachsthum durch die früher vorhandene Krystallansammlung hätten leiten lassen. Diese Vermuthung findet in der Entwickelungsgeschichte ihre vollständige Bestätigung.

Ich konnte leider nicht an einem und demselben Individuum die ganze Bildungsgeschichte der Endbläschen studiren, habe mir aber durch vergleichende Studien ein Bild dieses Vorganges zu verschaffen gesucht. Die Endbläschen entstehen noch vor der Häutung der jungen Tochterzellen, welche erst nach vollständiger Ausbildung der hinzugewachsenen Zellhälften erfolgt [1]).

Anfangs zeigt der Chlorophyllkörper der letzteren noch nicht eine Zusammensetzung aus einzelnen wandständigen Bändern, son-

---

1) Conf. Focke: Pflanzenphysiologische Studien p. 56.

dern füllt als mehr oder weniger massiver Körper die Zellhälfte aus. Jedenfalls kann auf diesem Stadium von einem axilen Saftraume noch nicht die Rede sein (Taf. X, Fig. 5a).

Enthielt das sich theilende Individuum neben den Gypskrystallen grössere Mengen von Zersetzungskörperchen, so verbleiben dieselben vorläufig in der alten Zellhälfte und gelangen erst nach der Ausbildung des axilen Saftraumes, welcher mit der endgültigen Differenzirung des Chlorophyllkörpers in die Erscheinung tritt, in den neuen Theil der Zelle.

Die einzelnen Vorgänge bei der Neubildung der Chlorophyllbänder habe ich nicht verfolgt, da ich meine ganze Aufmerksamkeit der Entstehung der Endbläschen zuwenden musste und die geeigneten Theilungsstadien sich nur einmal der Beobachtung darboten.

Die in ausgewachsenen Pleurotaenien ziemlich trägen Protoplasmaströmungen werden nach der Theilung besonders lebhaft und führen der schnell wachsenden Spitze der jungen Zellhälfte Gypskrystalle in reichlicher Zahl zu (Taf. X, Fig. 5a). Da der Chlorophyllkörper noch nicht seine definitive Structur erlangt hat, kann er dem Wachsthum des Zellendes nicht schnell genug folgen, so dass, unserem Schema gemäss, ein Saftraum entsteht (Fig. 5b), welcher genau dem Endbläschen der Closterien entspricht. In diesen sinken aus denselben Ursachen, wie bei letzteren, die Gypskrystalle hinab und kommen hier in die doppelte Bewegung, eine moleculare und eine passive. Das ganze Ende der jungen Zellhälfte füllt sich nach und nach mit lebhaft strömendem Protoplasma an, welches die Gypskrystalle nach dem Chlorophyllkörper zurückdrängt (Taf. X, Fig. 5c), der nunmehr seine Sonderung in einzelne Bänder vollendet hat. Auch der Saftraum, welcher die Gypskrystalle nach Art der Closteriumendbläschen umschloss, ist in Fig. 5c verschwunden, da der ganze Zellscheitel vom Wandbelege eingenommen wird.

Soweit konnte ich an einem und demselben Exemplar den Vorgang verfolgen Die weiteren Stadien habe ich mir aus Einzelbeobachtungen zusammengestellt, welche darauf schliessen lassen, dass die Chlorophyllbänder sich verlängern, über den Krystallhaufen hinwegwachsen und denselben endlich, nachdem sie sich rechtwinklig umgebogen haben, umfassen. Jetzt erklärt es sich auch, dass sie der Krystallansammlung entsprechend ausgehöhlt sind, da sie bei

ihrem Wachsthum dieselbe bereits vorfanden und um sie herumwachsen mussten. Nunmehr ist die neue Zellhälfte fertig, das „Endbläschen“ mit seinen Krystallen als Theil des axilen Zellsaftraumes sichtbar. In letzterem finden sich gegebenen Falls auch die Zersetzungskörperchen ein, welche aus der alten Zellhälfte herüberwandern.

Weitere Einzelheiten über die Entwickelung der „Endbläschen“ vermag ich nicht beizubringen und möchte nur noch hervorheben, dass sie, im Gegensatz zu Closterium, bereits bei ihrer Ausbildung sich vollständig mit Krystallen erfüllen, und dass ihnen späterhin nur sehr selten neue Krystalle durch den Protoplasmastrom zugeführt werden. Da die „Endbläschen“ in directer Communication mit dem axilen Saftraume stehen, werden dagegen aus ihnen Krystalle in diesen hinübergelangen und umgekehrt Zersetzungskörperchen aus diesem herüber (Taf. X, Fig. 3a).

Die Endbläschen der Pleurotaenien sind also Theile des Saftraumes, welche weit weniger selbstständig sich erweisen als bei Closterium. Zufolge ihrer Umgrenzung durch die Chlorophyllbänder fehlt ihnen natürlich auch die lebhafte Aenderung des Umrisses, welche für die Endbläschen der Closterien als charakteristisch bezeichnet werden muss. Aus demselben Grunde dürfte bei Pleurotaenium die Wimmelbewegung der Krystallansammlungen ausschliesslich auf moleculare Kräfte zurückzuführen sein. Hierfür spricht auch der Umstand, dass bei Pleurotaenium die Bewegungen der Krystalle viel träger verlaufen, als bei Closterium.

7. Penium Bréb.

Sehr schönes und reichliches Material stand mir zu Gebote von P. Digitus Bréb. und P. Navicula Bréb.

Focke[1]) giebt für sein Penium Digitus, welches übrigens auch P. interruptum Bréb. umfasst, das Vorhandensein von Endbläschen an, in denen nur ein einziges dunkles, fast unbewegliches Körperchen liegt. Focke's Abbildungen lassen in Fig. 23 Taf. III. auf das Untrüglichste P. interruptum Bréb. wiedererkennen, für

1) Studien I, p. 56.

welches auch de Bary[1]) erwähnt, dass ein „farbloses, dunkel contourirt Korn einzeln und stets durchaus bewegungslos das Centrum der Endvacuolen einnimmt".

Eine chemische Untersuchung dieses Körperchens nahm de Bary nicht vor. Ich möchte vermuthen, dass bei P. interruptum eine Drusenbildung vorliegt, wie bei der von mir beschriebenen, kleinen Form von Closterium Lunula (Cl. coloratum Klebs). Leider konnte ich trotz eifriger Bemühungen das seltene und vereinzelt auftretende P. interruptum mir nicht verschaffen.

Um so eingehender habe ich die beiden anderen Arten studirt, welche reichlich und stets Gypskrystalle enthalten; ich habe keine einzige Peniumzelle ohne positives Resultat auf die Anwesenheit von Gyps untersucht.

Da der Chlorophyllkörper der Penien annähernd die gleiche Structur besitzt, wie bei Closterium, so kann ich eine Beschreibung derselben unterlassen. Die Krystalle liegen auch bei Penium in den Rinnen zwischen den Chlorophyllleisten und werden gelegentlich von dem strömenden Protoplasma mit fortgerissen. Bei Penium Digitus lagern sich die Krystalle an keiner Stelle in grösseren Mengen ab, vor allen Dingen fehlt hier das Endbläschen (Taf. X, Fig. 7a). Zuweilen bemerkt man im Scheitel der Zelle eine grössere Anzahl von Kryställchen, welche aber stets im Wandbelege hin- und hertreiben. Anders bei Penium Navicula (Taf. X, Fig. 8).

Hier enthält jedes Ende ein Endbläschen mit Gypskrystallen, genau wie bei Closterium. Ich verzichte unter Hinweis auf Fig. 8 darauf, nochmals eine Beschreibung der Endbläschen und ihrer Eigenschaften zu geben, da alles bei Closterium Gesagte auch für Penium Navicula gilt. Mehr Interesse dürfte die Frage beanspruchen, warum bei letzterer Art ein Endbläschen auftritt, bei Penium Digitus nicht. Unser Zellschema liefert uns die gewünschte Auskunft.

Ein Vergleich der Fig. 8 und Fig. 7a Taf. X lehrt uns, dass P. Navicula viel verjüngtere Zellenden besitzt als P. Digitus. Nach unserem Schema wird bei ersterem ein Endbläschen entstehen müssen, wenn der Chlorophyllkörper sich nicht zu sehr verjüngt und

1) Conjugaten p. 43.

sonach nicht zu weit in das Zellende hineinreicht. Bei Penium Digitus dagegen ragt der Chlorophyllkörper noch bei einer erheblichen Breite in das wenig verjüngte Zellende ziemlich weit hinein und verhindert dadurch eine Entstehung der Endbläschen. Penium interruptum steht in der Mitte zwischen beiden Formen, vorausgesetzt, dass bei ihm das Endbläschen dieselbe Lage hat, wie bei P. Navicula. Nach de Bary's Zeichnungen möchte man eher annehmen, dass bei P. interruptum das Endbläschen dem von Pleurotaenium entspricht. Da mir Material nicht zugänglich war, muss ich diesen Punkt unerörtert lassen. Schon die Betrachtung der beiden anderen Formen bestätigt die Richtigkeit unseres Schemas in erfreulicher Weise. Die Entwickelungsgeschichte der neuen Zellhälfte und des Endbläschens bei Penium Navicula habe ich nicht verfolgt, da, nach dem fertigen Zustande zu schliessen, Abweichungen von den Verhältnissen bei Closterium nicht zu erwarten waren.

8. Tetmemorus Ralfs.

Von dieser letzten Gattung der mir vorliegenden Desmidieen untersuchte ich T. granulatus Ralfs.

Soweit mir bekannt, hat man bisher bei Tetmemorus weder Krystalle noch Zersetzungskörperchen beobachtet. In allen einer microchemischen Analyse unterworfenen Exemplare habe ich Gypskrystalle aufgefunden. Sie liegen hier, wie bei Penium Digitus, im ganzen Raume der Zelle vertheilt, theils in den Strombahnen des Protoplasmas, theils zwischen Chlorophyllkörper und Wandbeleg.

Der erstere besteht, wie ich, in Uebereinstimmung mit de Bary[1]), mich überzeugen konnte, aus einer grossen Zahl kleiner, schmaler, nach der Achse der Zelle hin convergirender und zusammenfliessender Chlorophyllstreifchen. Ein Mittelstück, von welchem aus die einzelnen Streifchen nach der Peripherie der Zelle verlaufen, ist nicht vorhanden. Schon hieraus erklärt sich das Fehlen der Endbläschen bei Tetmemorus. Wegen des spaltenförmigen Einschnittes am Scheitel würde ausserdem, selbst wenn der Chlorophyllkörper unserem Schema entspräche, ein endständiger Saftraum nicht entstehen

1) Conjugaten p. 41.

können, da die Membraneinstülpung bis an das Chlorophyll heranreicht und der Wandbeleg die beiden Hörnchen, rechts und links vom Einschnitte, vollständig erfüllt (Taf. X, Fig. 10).

Ausser den Krystallen finden sich in derselben Häufigkeit, wie bei Pleurotaenium, Zersetzungskörperchen vor, welche oft die Alge schwarz gefärbt erscheinen lassen (Taf. X, Fig. 9). Sie sammeln sich besonders in der Nähe der Chlorophyllstreifchen an und wimmeln, wenn auch langsam, in den einzelnen, unter sich in offener Communication stehenden Theilen des Saftraumes umher. Ueber die Bedeutung der Zersetzungkörperchen soll in der Schlussbetrachtung Auskunft gegeben werden.

9. Ueber das Vorkommen von Krystallen bei den Algen überhaupt.

Die bisher gewonnenen Resultate, welche für die Desmidieen ein häufigeres Vorkommen von Gypskrystallen beweisen, als man erwarten konnte, veranlassten mich, auch bei anderen Süsswasseralgen nach Krystallbildungen zu suchen.

Ich habe bereits eine grosse Zahl unserer einheimischen Algen in dieser Hinsicht studirt, kann aber noch nicht ein endgültiges Resultat meiner Untersuchungen darbieten. Ich unterlasse es daher lieber auch, mit zweifelhaften Beobachtungen an die Oeffentlichkeit zu treten, da mir ausserdem in der ungünstigen Jahreszeit mehrere Formen nicht zugänglich waren. Nur soviel kann ich schon jetzt angeben, dass Gypskrystalle ausschliesslich den Desmidieen zukommen. Bei den übrigen Süsswasseralgen handelt es sich um Einschlüsse von oxalsaurem Kalk, die auch hier häufiger zu sein scheinen, als man bisher vermuthet.

Ein einziges Beispiel will ich hier mittheilen, da dasselbe bei sonders durch die Grösse, Schönheit und Menge der in der Alge eingeschlossenen Kalkoxalatkrystalle sich auszeichnet.

Meine Beobachtung bezieht sich auf Spirogyra setiformis Ktz., welche ich zu wiederholten Malen von demselben Standorte mir verschaffte und stets reichlich mit Kalkoxalatkrystallen erfüllt fand.

Die microchemische Analyse richtete ich nach Massgabe der be-

Closterium gewonnenen Erfahrungen ein. Im polarisirten Lichte erwiesen sich die Krystalle, wie zu erwarten, als doppelbrechend.

Ich gebe eine kurze Beschreibung der Spirogyrakrystalle, deren System sich vielleicht später ermitteln lässt. Die meiste Aehnlichkeit haben unsere Krystalle mit den wahrscheinlich klinorhombischen Raphiden, während sie sonst ganz isolirt unter den in Pflanzen beobachteten Krystallformen dastehen dürften.

Am häufigsten scheidet sich der oxalsaure Kalk in Spirogyra setiformis in Form von vierarmigen Kreuzen ab, deren Arme, in scharfe Spitzen auslaufend rechtwinklig auf einander treffen (Fig. 13 Taf. X). Nicht selten begegnet man auch Kreuzchen, denen ein Arm fehlt; sie haben dann die Gestalt eines **T** (Fig. 13 bei a, Taf. X). Die Grösse der Kreuzchen ist sehr variabel, zuweilen findet man recht stattliche Krystalle vor.

Andere Formen, als vier- oder dreiarmige Kreuze, habe ich niemals beobachtet; demnach gelangt bei Sp. setiformis das Kalkoxalat immer in Zwillingskrystallen, denn solche haben wir in den Kreuzen vor uns, zur Abscheidung. Sie liegen entweder an der Innenseite des Chlorophyllbandes oder in dem Zellsaftraume, in dessen Mitte der Zellkern, von protoplasmatischen Fäden gestützt, schon ohne Färbung deutlich sichtbar ist.

Eine Beziehung zu diesem verrathen die Krystalle nicht, vielmehr lässt sich auch hier, ebenso wie bei den Desmidieen, aus der Lagerung der Krystalle auf ein intimeres Verhältniss zum Chlorophyllkörper schliessen.

Ueber diese Fragen werden Culturversuche zu entscheiden haben, zu denen sich ganz besonders unsere Sp. setiformis eignet, da sie zu den robusteren Süsswasseralgen gehört und in Folge dessen wenig practische Schwierigkeiten bei ihrer Cultur zu erwarten stehen.

Die Krystalle kommen nicht etwa vereinzelt in der Zelle vor, sondern stets in ziemlich reichlicher Menge (Taf. X, Fig. 12). Bisher konnte ich allerdings die Spirogyra nur im Herbst beobachten, vielleicht, dass im Sommer, bei schnellerer Theilung der Zellen, die Ablagerung von Krystallen weniger ausgiebig ist.

Andere Arten von Spirogyra, die ich untersucht habe, erwiesen sich völlig frei von Krystallbildungen, so dass anzunehmen

ist, dass vielleicht der Wiesengraben, welcher mir mein Material lieferte, demselben ein besonders kalkreiches Wasser dargeboten hat.

Mein Augenmerk wird sich also im weiteren Verfolg der Untersuchung darauf zu richten haben, unsere Alge an verschiedenen Standorten einzusammeln und auf ihren Krystallreichthum zu prüfen. Dazu wird sich hoffentlich im nächsten Sommer geeignete Gelegenheit darbieten.

III. Schlussbetrachtung.

Obgleich mir es noch nicht vergönnt war, alle unsere einheimischen Desmidieengenera auf das Vorkommen von Gypskrystallen zu prüfen, so glaube ich doch, dass die vorliegenden Untersuchungen zu einigen allgemeineren Betrachtungen eine genügende Basis abgeben können.

Die zehn von mir studirten Genera erwiesen sich in Bezug auf ihren Krystallgehalt ziemlich verschieden und dennoch können wir schon jetzt die Aufspeicherung von schwefelsaurem Kalk als eine physiologische Eigenthümlichkeit der Desmidieen anerkennen. Unsere microchemische Untersuchung gestattet uns je nach dem Auftreten oder Fehlen der Gypskrystalle drei Gruppen von Desmidieen zu unterscheiden.

Die erste Gruppe umfasst diejenigen Gattungen, bei denen stets in den gesunden Zellen Gyps in Krystallform sich vorfindet. Hierher gehören: Closterium, Penium, Pleurotaenium und Tetmemorus.

Die zweite Gruppe zeichnet sich dadurch aus, dass bei den hierher zu stellenden Gattungen Gypskrystalle nicht immer in den gesunden Individuen vorkommen, dass aber auch bei ihnen die Mehrzahl Krystalle von Kalksulfat enthält. Hierher stellen wir: Micrasterias, Euastrum und Cosmarium.

Die dritte Gruppe endlich enthält solche Gattungen, bei denen bisher Krystalle sich nicht nachweisen liessen. Hierher: Staurastrum, Desmidium und Hyalotheca.

Was zunächst die letzten drei Desmidieen betrifft, so möchte ich das gänzliche Fehlen der Krystalle auch bei ihnen noch nicht als Regel aufstellen, sondern eher in der kleinen Zahl von Exemplaren, welche ich von ihnen untersuchen konnte, die Ursache meiner negativen Resultate finden.

Uebrigens schliesst die Abwesenheit der Krystalle noch nicht das Vorhandensein von Gyps aus, da derselbe, entsprechend seiner Löslichkeit im Wasser, im Zellsafte gelöst vorkommen kann.

Gleichwohl steht der Annahme nichts entgegen, dass sich unter den Desmidieen auch solche Formen finden, welche constant frei von Gyps sind. Da wir über die physiologischen Eigenthümlichkeiten der Desmidieen noch gar nichts wissen, so halte ich vorläufig alle Speculationen über etwaige Umstände, welche das Fehlen der Krystalle bei der dritten Gruppe erklären könnten, für unberechtigt und berücksichtige im weiteren Verlaufe unserer Auseinandersetzung nur die anderen sieben Gattungen.

Einige von ihnen verdienen unser besonderes Interesse noch deshalb, weil bei ihnen neben dem Gyps fast regelmässig kleine Körnchen, die Zersetzungskörperchen, auftreten, welche durch ihr reichliches Vorkommen das Aussehen der Alge durchaus verändern. Zunächst möchte ich auch von diesen Zersetzungskörperchen absehen und ausschliesslich die Gypskrystalle zum Gegenstand einer kurzen Betrachtung machen.

Für die Formen der ersten Gruppe, bei denen die Krystalle zu den constanten Inhaltskörpern der Zelle gehören, lässt sich bei der eigenartigen Vermehrungsweise der Desmidieen, durch Theilung, erwarten, dass auf diesem Wege die, einmal ausgeschieden, für das Leben der Zelle jedenfalls werthlosen Gypskrystalle niemals aus ihr entfernt werden können. Da anzunehmen ist, dass bei fortgesetzter Vegetation eines Individuums immer neue Krystalle gebildet werden, so müssten dieselben schliesslich so bedeutend überhand nehmen, dass sie der normalen Entwickelung des übrigen Zellinhaltes sehr nachtheilig werden könnten. Obgleich nun bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine Ausleerung der Krystalle nicht erfolgen kann, wird dennoch durch den Theilungsvorgang einer Ueberfüllung der Zelle mit Gyps vorgebeugt.

Sobald die günstigen Bedingungen für eine lebhafte Assimilations-

thätigkeit der Desmidieen gegeben sind, werden auch die Theilungsschritte schnell aufeinander folgen, und ein neu entstandenes Individuum wird nicht allzu lange der einseitigen Thätigkeit der Nahrungsaufnahme leben können, sondern bald eine neue Theilung erfahren.

Umgekehrt wird unter Umständen, welche die vegetative Vermehrung der Desmidieen verhindern, auch eine Herabsetzung der übrigen Lebensprocesse eintreten, der Stoffwechsel wird weniger energisch von statten gehen. Dann werden aber auch seine Nebenproducte, also die Gypskrystalle, minder zahlreich sich bilden und durch ihre Anhäufung das Leben der Zelle gefährden können.

Im anderen Falle, also bei höchster Energie der Ernährung, wird die Menge der entstehenden Krystalle durch die eintretende Fortpflanzung auf zwei Zellen vertheilt und somit eine übermässige Ansammlung des Gypses verhindert. Nehmen wir z. B. an, dass eine ausgewachsene Closteriumzelle 200 Gypskrystalle enthalte, welche zu je 100 auf eine Zellhälfte entfallen, so werden nach der Theilung in jeder der sich zu einem ganzen Individuum ergänzenden Zellhälften nur 100 Krystalle vorhanden sein. Setzen wir voraus, dass 200 Gypskrystalle für das Gedeihen der Closteriumzelle ein Optimum bezeichnen, so kann die auswachsende Zellhälfte bis zu der nächsten Theilung 100 neue Krystalle ohne Nachtheil abscheiden. Die nunmehr ausgewachsene Zelle enthält wiederum 200 Krystalle in der früheren Vertheilung und es wird, bei der nun eintretenden vegetativen Vermehrung, dasselbe geschehen wie früher, d. h. je 100 Krystalle werden einem neuen Individuum von der Mutterzelle überliefert. So geht die Sache von Generation zu Generation weiter, immer bleibt aber, ceteris paribus, in den ausgewachsenen Individuen die Zahl der Krystalle nahezu constant. Wie viel Individuen einer und derselben Species man auch immer durchmustert, niemals findet man auffallende Differenzen in dem Krystallreichthum der Endbläschen und des übrigen Saftraumes vor. Sobald wir annehmen, dass Zelltheilung und Krystallabscheidung von denselben Bedingungen abhängig sind, und dies allein halte ich für naturgemäss, dann wird durch die vegetative Vermehrung, welche eine Ausscheidung der Krystalle aus der Zelle nicht ermöglicht, in der oben angedeuteten Weise einer übermässigen Ansammlung von

Krystallen entgegengearbeitet. Ja, es leuchtet ein, dass gerade durch die eigenartige Theilung der Desmidieen die Zahl der Krystalle in den auf einander folgenden Zellgenerationen constant erhalten wird. Ebenso wie für Closterium gilt natürlich unsere Berechnung auch für die anderen Gattungen, also für Pleurotaenium, Penium und Tetmemorus.

Wie gestalten sich nun die Verhältnisse bei der Zygotenfortpflanzung?

Frühere Beobachter haben den ja nur untergeordnetes Interesse gewährenden Krystallen keine Aufmerksamkeit geschenkt und ich selbst kann nur nach dem Verhalten der reifen Zygoten von Closterium rostratum diese Frage entscheiden, da ich weder die Copulation, noch die Zygotenkeimung bisher beobachtet habe.

Schon durch den Umstand, dass bei einigen Closterien, z. B. Cl. Lunula [1]), nur zwischen halberwachsenen Individuen Copulation stattfindet, bei anderen Arten dagegen, z. B. Cl. rostratum vollständige Exemplare zu Gameten werden, wird es nahe gelegt, dass die Zahl der in den Zygoten eingeschlossenen Krystalle eine verschiedene sein muss. Bei Cl. Lunula dürften nur so viele in der Zygote enthalten sein, als in einem ausgewachsenen Individuum, bei Cl. rostratum doppelt so viel. Nach meinen Beobachtungen an den Zygoten dieser Art bleiben nur wenige Krystalle in den sich entleerenden Häuten der copulirenden Zellen zurück, die meisten wandern in den Copulationscanal mit ein und finden sich in der reifen Zygote wieder (Fig. 14, Taf. X). Da die Copulation im Innern eines allseitig geschlossenen Raumes stattfindet, so müssen nothwendigerweise die Krystalle in die Zygote aufgenommen werden, und können nicht, wie wohl sonst bei Befruchtungsvorgängen, als unbrauchbar ausgestossen werden. Immerhin könnten sie in den leeren Membranen zurückbleiben, aber auch dies geschieht nicht. Die Zygoten der Closterien enthalten also ebenfalls Gypskrystalle.

Möglicherweise könnten dieselben bei der Keimung abgeschieden werden, allein dies dürfte doch den Beobachtern nicht entgangen sein und sonach müssen wir annehmen, dass auch die durch Keimung einer Zygote entstehenden Individuen von Anfang an Gyps-

---

1) Conf. de Bary: Conjugaten, Taf. V. Fig. 24.

krystalle führen, welche in den copulirenden Zellen schon enthalten waren. Da nach den bisherigen Erfahrungen mindestens zwei neue Closterien aus einer Ruhespore hervorgehen, so kann auch durch die geschlechtliche Fortpflanzung eine Ueberfüllung der jungen Keimlinge mit Gypskrystallen nicht hervorgerufen werden.

Im Uebrigen sind wir noch zu wenig über den Keimungsprocess unterrichtet, um weitere Auseinandersetzungen daran anknüpfen zu können.

Auf keinen Fall wird also weder durch die ungeschlechtliche noch durch die geschlechtliche Fortpflanzung eine übermässige Aufspeicherung von Krystallen eingeleitet, im Gegentheil wird durch die beiden Formen der Desmidieenfortpflanzung eine Normirung des Krystallgehaltes angebahnt. Niemals werden aber die einmal in einer Zelle gebildeten Krystalle bei Lebzeiten der ersteren entfernt, sondern verbleiben bis zu dem Tode derselben darin. Bei ungestörter Entwickelung der Closterien etc. kann demnach ein Gypskrystall viele Generationen durchwandern und vielleicht auch bei geeigneter Lage wachsen, so dass es uns nicht auffallen darf, wenn wir in vielen Closterien unter lauter kleineren Krystallen auch besonders grosse auffinden. Ich verzichte darauf, die Lebensgeschichte eines solchen Krystalls weiter auszumalen und überlasse dieses nicht uninteressante Geschäft der Phantasie des Lesers.

Die Bedeutung des Gypses für den Haushalt der Closterien etc. liegt jedenfalls darin, dass der Gyps ein Ausscheidungsproduct des Stoffwechsels ist. Während bei den höheren Pflanzen der frei werdende Kalk als oxalsaures Salz abgelagert wird, scheidet er sich bei den Desmidieen als Sulfat aus. Ob die Mengen von Schwefelsäure, welche zur Bindung des Kalkes erforderlich sind, sich auf den in den Sumpfgräben reichlich vorhandenen und im Wasser gelösten Schwefelwasserstoff zurückführen lassen, wage ich nicht zu entscheiden, halte es aber nicht für unwahrscheinlich.

Die Anschauungen, welche wir aus einer Betrachtung der regelmässig Krystalle führenden Desmidieen gewonnen haben, lassen sich auch auf diejenigen Genera (Cosmarium, Micrasterias, Euastrum) übertragen, bei denen nicht in allen Individuen Krystalle vorkommen. Es wird sich nur darum handeln, zu ermitteln, wie die krystallfreien und krystallhaltigen Exemplare sich zu einander verhalten und wie

diese Unregelmässigkeit sich erklären lässt. Ich knüpfe an Micrasterias an, da die Erscheinungen hier selten durch das Auftreten von Zersetzungskörperchen verwischt werden.

Die Abscheidung von Gypskrystallen bedeutet auch für Micrasterias keinen krankhaften Zustand und dürfte vielmehr in anderen Umständen ihre Erklärung finden. Sobald die uns ja noch gänzlich unbekannten, einer Theilung günstigen Bedingungen, welche jedenfalls in gleicher Weise die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels beeinflussen, vorhanden sind, werden auch bei Micrasterias die Generationen rasch auf einander folgen. Krystallfreie Exemplare werden zunächst eine krystallfreie Nachkommenschaft hinterlassen, krystallhaltige dagegen ihren Tochtergenerationen ihre Krystalle überliefern und zwar genau nach derselben Rechnung, wie bei Closterium. Sobald also einmal in einer Micrasterias- (Cosmarium- oder Euastrum-)Zelle Gypskrystalle zur Abscheidung gelangt sind, werden sie, so wie bei Closterium, niemals wieder aus dieser Zelle frei und wandern in die Nachkommen derselben über.

Wie die Zygoten von Micrasterias etc. sich verhalten, habe ich nicht ermitteln können. Von vorn herein lässt sich schon so viel absehen, dass nur bei der Copulation zweier krystallfreier Individuen krystallfreie Zygoten entstehen. Sobald aber eine der copulirenden Zellen Krystalle enthält, müssen solche sich auch in der Zygote wiederfinden. Ebenso, wenn zwei krystallhaltige Individuen mit einander copuliren. Die Zygoten von Micrasterias, Cosmarium und Euastrum werden also gelegentlich eine krystallfreie, gelegentlich eine krystallhaltige Nachkommenschaft erzeugen.

Wir sehen, dass die Krystalle, welche bei Micrasterias etc. abgeschieden werden, gerade so sich verhalten, wie bei Closterium. Einmal vorhanden, werden sie nur durch den Tod der Zelle frei und durchwandern sonst alle von der sie zuerst erzeugenden Zelle abstammenden Generationen.

Die Hauptfrage bleibt uns noch zu lösen übrig, nämlich die, welche Ursache wir für die erste Entstehung von Gypskrystallen bei Micrasterias, Cosmarium und Euastrum geltend machen wollen.

Die Zahl der krystallfreien Zellen ist bei Micrasterias und Cosmarium (Euastrum konnte ich nur in wenigen Exemplaren unter-

suchen) eine geringe, weitaus der grösste Theil der von mir untersuchten Individuen enthielt Gypskrystalle.

Ein Einfluss der Localität auf die Abscheidung der Krystalle fällt ausser Betracht, da an derselben Stelle krystallführende und krystallfreie Exemplare unter einander vorkommen. Wir müssen also in einer Verschiedenheit der Individuen selbst die Ursache für das sonderbare Verhalten suchen.

Nach Allem, was ich bei Micrasterias und Cosmarium gesehen habe, trage ich kein Bedenken, besonders alten Zellen, die sich lange nicht theilen konnten, die Fähigkeit der Krystallabscheidung zuzusprechen.

Da Gyps im Verhältniss von 1 : 500 in Wasser löslich ist, so wird auch im Zellsaft, der ja vorwiegend aus Wasser besteht, eine entsprechende Menge von schwefelsaurem Kalk gelöst sein. In diesem Zustande wird jedenfalls auch bei den krystallfreien Individuen Gyps vorkommen, sich aber bei einer microchemischen Untersuchung dem Beobachter entziehen. Selbst eine Behandlung mit Chlorbaryum liefert in solchen krystallfreien Zellen keine sichtbare Ausscheidung von Schwerspath, da die Menge des Gypses eine zu geringe ist.

Vorausgesetzt, dass unsere Annahme für die krystallfreien Individuen zutrifft[1]), so können wir aus ihnen dann leicht die krystallführenden ableiten. Sobald die Abgabe von schwefelsaurem Kalk den Sättigungsgrad des Zellsaftes für Gyps überschreitet, muss sich derselbe in Krystallform abscheiden. Dieser Zustand wird aber um so schneller eintreten, je seltener die Zelle sich theilt.

Dies steht mit unserer Behauptung, dass Theilung und Krystallabscheidung von denselben Bedingungen abhängig sind, nämlich in erster Linie von der Energie des Stoffwechsels, durchaus nicht im Widerspruch, da selbst bei schwächster Aufnahmethätigkeit der Zelle immer noch geringe Mengen von Gyps ausgefällt werden müssen.

So werden sich nach und nach krystallfreie Individuen in krystallführende verwandeln, ohne dass ersteren der Gyps jemals gefehlt hat. Es ist natürlich nicht möglich, in einer überwachten Cultur krystallfreie Exemplare in die andere Form überzuführen,

---

1) Dieselbe Annahme dürfte auch für die Formen der dritten Gruppe, für Staurastum, Hyalotheca, Desmidium mit vieler Wahrscheinlichkeit gemacht werden.

aber gelegentlich findet man scheinbar krystallfreie Individuen, in denen nach Behandlung mit Schwefelsäure äusserst winzige, unlösliche, glänzende Körnchen sichtbar werden, die ich nicht als Kunstproducte ansehen möchte, sondern vielmehr als kleine Gypskrystalle. Wir brauchen nur ein Wachsthum dieser Kryställchen anzunehmen, um zu den grössere Krystalle führenden Individuen zu gelangen.

Ich betone nochmals, dass also auch alle Formen unserer zweiten Gruppe gypshaltig sind und nur der constante Krystallgehalt die erste Gruppe charakterisirt. Jedenfalls gehört der Gyps, sei es im Zellsaft gelöst, sei es in Krystallform ausgeschieden, zu denjenigen Producten einer Desmidieenzelle, welche bei deren Gesundheit zur Abscheidung gelangen, ebenso wie bei den Gefässpflanzen der oxalsaure Kalk.

Anders verhält es sich mit den Zersetzungskörperchen, die ich nunmehr, zunächst ohne Rücksicht auf ihr Vorkommen neben den Gypskrystallen, besprechen will.

Wir haben bei folgenden Desmidieen das Auftreten der Zersetzungskörperchen kennen gelernt: Pleurotaenium, Tetmemorus, Cosmarium und Euastrum. Cramer[1]) beobachtete sie bei Micrasterias truncata, Nägeli[2]), wie es scheint, bei Staurastrum. Niemals hat man bisher die Zersetzungskörperchen bei Closterium und Penium aufgefunden. Unter den vielen Hunderten von Closterien, welche mir durch die Hand gingen, habe ich niemals ihr Auftreten beobachtet, ebensowenig bei Penium.

Ueber die chemische Natur der Zersetzungskörperchen habe ich bereits bei Cosmarium mich ausgesprochen; hier mache ich besonders noch darauf aufmerksam, dass sie in chemischer Beziehung Aehnichkeit mit einigen Zersetzungsproducten des Eiweisses haben.

Die beiden von Loew unterschiedenen Formen bestehen, ihrem Verhalten gegen Reagentien nach, aus derselben Substanz und dürften für die Desmidieen gleiche Bedeutung haben. Bei Cosmarium, Euastrum und Micrasterias hatten wir aber Gelegenheit, in durchaus gesunden, also keine Zersetzungskörperchen enthaltenden Individuen andere kugelige Gebilde zu beobachten, welche in ihrem chemischen

1) Hedwigia II, p. 64.
2) Pflanzenphysiologische Untersuchungen I, p. 51.

Verhalten und auch in ihrem Aussehen durchaus den Zygnemakügelchen gleichen. Ebenso finden sich dieselben bei Pleurotaenium und Tetmemorus. Sie haften entweder bewegungslos dem Chlorophyllkörper an oder wimmeln unter Brown'schen Bewegungen im Zellsaft umher. Bei Penium und Closterium konnte ich niemals Zygnemakügelchen wahrnehmen. Da wir bei ihnen dieselben Eigenschaften constatirt haben, wie bei den Zersetzungskörperchen, so fragt es sich zunächst, ob bei den Zygnemakügelchen enthaltenden Desmidieen ein Zusammenhang der ersteren mit den Zersetzungskörperchen sich ermitteln lässt.

Da die Bedingungen ganz unbekannt sind, welche bei den Desmidieen die Erfüllung mit Zersetzungskörperchen herbeiführen, da wir ferner weder für Zygnema noch für die Desmidieen die Bedeutung der Zygnemakügelchen kennen, so können wir auch nur vermuthungsweise und mit aller Vorsicht uns über einen etwaigen Zusammenhang der beiden Bildungen bei den Desmidieen äussern.

Wir wollen Zygnema weiterhin nicht in den Kreis unserer Betrachtung hereinziehen und uns ausschliesslich an die Desmidieen halten. Bei ihnen können die Zygnemakügelchen entweder Reservestoffe darstellen oder unlösliche, fernerhin unbrauchbare Ausscheidungsproducte des Stoffwechsels.

Ich wage nicht, mich definitiv für eine der beiden Möglichkeiten zu entscheiden, halte es aber für wahrscheinlicher, dass die Zygnemakügelchen Ausscheidungsproducte sind und als solche wollen wir sie auch fernerhin betrachten. Da, wie bereits Nägeli[1]) betonte, bei der eigenartigen Entwickelungsweise der Desmidieen eine Entfernung der als unbrauchbar ausgeschiedenen Substanzen nicht erfolgen kann, so müssen sich dieselben in der Zelle ansammeln und diese schliesslich ganz erfüllen. Auch die Zygnemakügelchen werden sich, als Ausscheidungsproducte, in der Desmidieenzelle anhäufen (Taf. X, Fig. 6); in Folge ihrer Kleinheit werden sie, im Zellsafte schwimmend, Molecularbewegungen ausführen und damit alle Eigenschaften der Zersetzungskörperchen angenommen haben. Wir kommen demnach zu der Ansicht, dass Zygnemakügelchen und Zersetzungskörperchen bei den Desmidieen dieselben Bildungen sind, dass die ersteren normaler

---

1) Pflanzenphys. Untersuchungen I, p. 51.

Weise in der Zelle sich vorfinden und bei massenhafter Ansammlung den Eindruck einer Körnchenzersetzung hervorrufen, weshalb wir sie dann als Zersetzungskörperchen bezeichnen.

Sollte zwischen diesen und den Zygnemakügelchen der angenommene Zusammenhang wirklich bestehen, dann müssten besonders solche Individuen reichlich mit Zersetzungskörperchen erfüllt sein, welche sich lange nicht theilen konnten. Solche Individuen zeichnen sich aber, wie wir früher sahen, durch Reichthum an Gypskrystallen aus und unsere Annahme dürfte durch die Thatsache weitere Wahrscheinlichkeit erlangen, dass bei Cosmarium und Euastrum regelmässig neben den Zersetzungskörperchen Gypskrystalle sich nachweisen lassen. Vielleicht steht auch die reichlichere Abscheidung von Gypskrystallen mit dem Auftreten der Zersetzungskörperchen in irgend einem engeren Zusammenhange. Ich habe bisher keine Anhaltepunkte für die Berechtigung dieser Vermuthung gewinnen können.

Wir leiten demnach die Zersetzungskörperchen aus den Zygnemakügelchen ab und nehmen an, dass die genannten Desmidieen durch übermässige Production von in Zygnemakügelchenform abgelagerten Ausscheidungsstoffen schliesslich einer Ueberfüllung mit Zersetzungskörperchen anheimfallen.

Ich möchte mich nicht tiefer in das Gebiet der Speculation verlieren und bemerke ausdrücklich, dass die vorstehende Auseinandersetzung nur ein Versuch sein soll, die absonderlichen Verhältnisse unserem Verständnisse näher zu bringen. Den einzig sicheren Weg zur Wahrheit sehe ich auch hier in experimentellen Untersuchungen, die allerdings mit vielen Schwierigkeiten verknüpft sein dürften. Es wird sich in erster Linie darum handeln, die Zygnemakügelchen bei Zygnema selbst eingehender zu studiren, um dann auch bei den Desmidieen mit präciser Fragestellung an die experimentelle Untersuchung herantreten zu können.

Wir wollen nunmehr zu ermitteln suchen, in welcher Weise die Zersetzungskörperchen durch ihre Anhäufung die Lebensprocesse der Desmidieen aufhalten.

Man möchte vermuthen, dass die Zersetzungskörperchen nur in Zimmerculturen auftreten, in denen einer lebhaften Entwickelung der Desmidieen mancherlei Hemmnisse entgegenstehen, allein nicht min-

der häufig findet sich die Körnchenzersetzung auch an den Standorten der Desmidieen selbst vor. Leider verfüge ich noch nicht über Beobachtungen, welche sich über den Zeitraum eines ganzen Jahres erstrecken, so dass ich nicht angeben kann, ob bestimmte Jahreszeiten dem Auftreten der Zersetzungskörperchen besonderen Vorschub leisten. Auch in der spärlichen Litteratur über unseren Gegenstand fehlen diesbezügliche Angaben. Ich lasse deshalb diese Frage offen mit dem Bemerken, dass vom September ab bis Ende des Jahres reichlich mit Zersetzungskörperchen erfüllte Desmidieen im Freien sich auffinden lassen. Sollte sich unsere Ansicht bestätigen, der zufolge die Zygnemakügelchen ausgeschiedene Substanzen darstellen, dann müssen auch das ganze Jahr hindurch solche Individuen anzutreffen sein, bei denen durch massenhafte Ansammlung der Zygnemakügelchen, die wir dann als Zersetzungskörperchen bezeichnen, das Leben der Zelle gefährdet wird.

Auch sind nicht einzelne Fundorte besonders durch häufiges Vorkommen solcher Exemplare ausgezeichnet, so dass man an Material von den verschiedensten Stellen die gleiche Erscheinung beobachten kann.

Der nachtheilige Einfluss, welcher aus einer Erfüllung mit Zersetzungskörperchen für das Leben der Desmidieen erwächst, hängt, wie es scheint, nicht ausschliesslich von der Menge der vorhandenen Körperchen ab. Selbst bei reichlichem Auftreten derselben bleibt die Zelle anfangs noch lebendig, wie man aus den Strömungen des Wandbeleges deutlich erkennen kann. Ja selbst eine Theilung solcher Individuen gehört nicht zu den Seltenheiten (Fig. 19, Taf. IX). Nach unserer früheren Berechnung für Closterium müssen wir gerade in einer Theilung das einzige Mittel erkennen, durch welches die Zelle einem weiteren Ueberhandnehmen der Zersetzungskörperchen entgegenarbeiten kann.

Da sich Zersetzungskörper-chen enthaltende Desmidieen verhältnissmässig häufig theilen, so darf es uns nicht Wunder nehmen, eine so grosse Zahl von ihnen mit den genannten Gebilden erfüllt zu sehen. Auch hier können viele Generationen hinter einander aus einem Zersetzungskörperchen führenden Individuum ihren Ursprung nehmen und alle werden das gleiche Verhalten zeigen, wie die Mutterzelle, alle werden mit wimmelnden Körnchen erfüllt sein.

Wir sehen, dass die Erfüllung mit Zersetzungskörperchen nicht unbedingt den Tod der Zelle nach sich zieht. Dieser erfolgt erst dann, wenn eine Theilung unterbleibt und dadurch eine weitere Ansammlung der Körnchen hervorgerufen wird. Sie häufen sich schliesslich in solchen Mengen an, dass die anderen Inhaltskörper der Zelle, also der Chlorophyllapparat und der Wandbeleg in ihrer normalen Lagerung und Function gestört werden.

Der Wandbeleg verschwindet und geht ebenfalls, wie es scheint, in Zersetzungskörperchen über. Bis zuletzt erhält sich neben dem Zellkern der Chlorophyllkörper, welcher am längsten zu widerstehen scheint und seine sämmtlichen Stärkeeinschlüsse und Amylumheerde verloren hat. Die Zelle stirbt natürlich schon nach dem Verschwinden des Wandbeleges ab, das umgebende Wasser dringt unbehindert in das Zellinere ein und löst die Zersetzungskörperchen auf. Das Endresultat der Körnchenzersetzung besteht darin, dass die gänzlich entleerten Zellhäute zurückbleiben, die man denn auch oft in recht reichlichen Mengen vorfindet.

Die Körnchenzersetzung der Desmidieen zeigt uns also, dass diese Algen schliesslich durch übermässige Aufspeicherung ihrer eigenen Ausscheidungsproducte zu Grunde gehen, wenn nicht durch rasch auf einander folgende Theilungen einer derartigen Ueberfüllung vorgebeugt wird. Sobald eine Desmidiee sich zwar weiter ernähren, aber nicht theilen kann, fällt sie schliesslich dem Tode anheim, da sie auf keine Weise im Stande ist, die weiterhin unbrauchbaren Producte des Stoffwechsels zu entfernen.

Diese Körnchenzersetzung tritt nach den bisherigen Beobachtungen bei Cosmarium, Micrasterias, Euastrum, Staurastrum (nach Nägeli), Pleurotaenium und Tetmemorus ein.

Jedenfalls dürfen wir in dem ersten Auftreten der Zygnemakügelchen keinen krankhaften Zustand der Zelle erblicken. Erst durch Vermehrung der Kügelchen wird die Gesundheit der Zelle benachtheiligt und dann gehen diese, wie es scheint, ohne Aenderung ihrer chemischen Natur in Zersetzungskörperchen über. Der Name „Zersetzungskörperchen“ involvirt also nicht, dass die Körperchen einer Zersetzung der Zelle ihre erste Entstehung verdanken, sondern umgekehrt, dass durch ihre massenhafte Vermehrung schliesslich eine Zersetzung der Zelle herbeigeführt wird. Nicht alle mit Zer-

setzungskörperchen erfüllten Desmidieen stehen am Ende ihrer Lebenszeit, sie können sich vielmehr noch theilen und lange weiter leben. Erst eine übermässige Vermehrung der genannten Einschlüsse führt schliesslich zum Tode der Zelle.

Wie sich die körnchenhaltigen Individuen bei der Copulation verhalten und ob sie überhaupt copuliren, wurde bisher nicht ermittelt. Es bleibt somit noch ein wichtiger Punkt zu untersuchen übrig, nach dessen Erledigung erst die Zygotenfortpflanzung in ihrer vollen Bedeutung für die Lebensgeschichte der Desmidieen gewürdigt werden kann.

Unsere Untersuchung liefert uns für die Familie derselben das fast allgemein gültige Resultat, dass bei dem Stoffwechsel Gyps als Ausscheidungsproduct entsteht. Je nach der Menge des abgegebenen schwefelsauren Kalkes bleibt derselbe entweder im Zellsaft gelöst oder scheidet sich in Krystallform aus. Vielleicht gelingt es einst bei näherer Bekanntschaft mit den physiologischen Eigenthümlichkeiten der Desmidieen auch die Gypsabscheidung in ihrer wahren Bedeutung für den Haushalt der kleinen Algen zu erkennen.

Leipzig, im December 1882.

Figuren-Erklärung.

Die Gypskrystalle wurden mit möglichst scharfen Umrissen und dunkler Färbung eingezeichnet; sie heben sich deutlich gegen die Zygnemakügelchen, resp. die Zersetzungskörperchen ab.

Tafel IX.

Fig. 1. Schema zur Demonstration der Endbläschenentstehung. w Wandbeleg, k Zellkern, c Chlorophyllkörper, s Saftraum.

Fig. 2. Closterium Ehrenbergii. Structur des Chlorophyllkörpers 100/1.

Fig. 3. Closterium Ehrenbergii 100/1. Chlorophyllkörper.

Fig. 4. Closterium Lunula. Das Endbläschen in der Durchschnittsansicht, mit tafelförmigen Gypskrystallen. 675/1.

Fig. 5. Closterium bunula. Das Endbläschen in der Flächenansicht, das Auslaufen der Chlorophyllleisten zeigend. 675/1.

Fig. 6. Closterium Lunula, Form colaratum Klebs, mit Krystalldruse im Endbläschen. 675/1.

Fig. 7. Cl. Ralfsii, Form Delpontii Klebs. 675/1.

Fig. 8. Cl. juncidum. 675/1.

Fig. 9. Cl. Dianae. 675/1.

Fig. 10. Cl. costatum. Endbläschen mit Drusenkörper. 675/1.

Fig. 11. Cl. rostratum. 675/1.

Fig. 12a—g. Closterium Ehrenbergii. Entwickelungsgeschichte des Endbläschens. 675/1.

Fig. a. 9 Uhr Vormittags.
Fig. b. 10 Uhr Vormittags.
Fig. c. 11 Uhr Vormittags.
Fig. d. 12 Uhr 20 Min. Vormittags.
Fig. e. 2 Uhr Nachmittags.
Fig. f. $^1/_2$4 Uhr Nachmittags.
Fig. g. 11 Uhr Nachts.

Fig. 12k. Cl. Ehrenbergii. Missbildung, hervorgerufen durch das Ausbleiben des Wachsthums am Chlorophyllkörper. 675/1.

Fig. 13a—c. Cl. Ehrenbergii. Endbläschenentwickelung. 350/1.
Fig. a. 9 Uhr Vormittags.
Fig. b. $^1/_2$11 Uhr Vormittags.
Fig. c. $^1/_2$1 Uhr Vormittags.

Hier war nach der Trennung der Zellhälften an der Grenze des Chlorophyllkörpers kein Saftraum vorhanden, derselbe bildete sich erst mit der zunehmenden Verjüngung der Theilungswand. Er wird späterhin zum Endbläschen.

In Fig. 12 und 13 wurde die Umgrenzung des Chlorophyllkörpers genau nach der Natur wiedergegeben, während seine Structur und die Leisten mehr oder weniger schematisch eingetragen wurden.

Fig. 14. Zygnema stellinum mit Zygnemakügelchen. 675/1.

Fig. 15. Cosmarium Meneghinii mit Zygnemakügelchen. 675/1.

Fig. 16. Cosmarium Meneghinii mit Zersetzungskörperchen. 675/1.

Fig. 17. Cosm. Botrytis, nach der Behandlung mit conc. Schwefelsäure. Das Exemplar enthielt viele Zersetzungskörperchen und Gypskrystalle, letztere blieben allein ungelöst. 675/1.

Fig. 18. Cosm. Botrytis, reichlich mit Zersetzungskörperchen erfüllt. Zeigt die beiden Formen derselben, die grossen, stumpf eckigen und die kleinen, rundlichen. Die Zeichnung wurde durch verschieden tiefe Einstellung gewonnen, da die grossen Zersetzungskörperchen infolge ihrer Schwere tiefer liegen, als die kleineren. 675/1.

Fig. 19. Cosm. Botrytis mit einer jungen Zellhälfte und Zersetzungskörperchen. 350/1.

Fig. 20. Cosm. Botrytis mit Zersetzungskörperchen. Die schwarz gehaltenen Stellen sind dicht damit erfüllt. 350/1.

Tafel X.

Fig. 1a. Micrasterias rotata. Mittellappen mit Gypskrystallen. 675/1.

Fig. 1b. Derselbe nach Behandlung mit Schwefelsäure. 675/1.

Fig. 2. Pleurotaenium nodulosum dicht mit Körnchen erfüllt und bei schwacher Vergrösserung schwarz erscheinend. 100/1.

Fig. 3a. Pleurotaenium nodulosum. Eine Zellhälfte mit axilem Saftraum und Endbläschen, Gypskrystalle und Zersetzungskörperchen enthaltend. 350/1.

Fig. 3b. Pleurot. nodulosum. Endbläschen und sein Uebergang in den axilen Saftraum. 675/1.

Fig. 4. Pleurot. nodulosum nach Behandlung mit Schwefelsäure. 675/1.

Fig. 5a—c. Pleurot. nodulosum. Entwickelung des Endbläschens. 675/1.

Fig. a. $^3/_4$10 Uhr Vormittags.

Fig. b. $^1/_2$3 Uhr Nachmittags.

Fig. c. $^3/_4$5 Uhr Nachmittags.

Der Chlorophyllkörper wurde mehr oder weniger schematisirt.

Fig. 6. Micrasterias truncata. Zellhälfte mit zahlreichen Zygnemakügelchen als Uebergangsstadium zur Körnchenzersetzung. Erwies sich als krystallfrei. 675/1.

Fig. 7a. Penium Digitus. 675/1.

Fig. 7b. Dasselbe Exemplar nach Behandlung mit Schwefelsäure. 675/1.

Fig. 8. Penium Navicula mit krystallführenden Endbläschen. 675/1.

Fig. 9. Tetmemorus granulatus. Mit Zersetzungskörperchen erfüllt und bei schwacher Vergrösserung schwarz erscheinend. 100/1.

Fig. 10. Tetmemorus granulatus. Zellscheitel mit Einschnitt. 671/1.

Fig. 11. Tetmemorus granulatus nach Behandlung mit Schwefelsäure. 675/1.

Fig. 12. Spirogyra setiformis. Die Verbreitung der oxalsauren Kalkkrystalle zeigend, welche in dichten Haufen beisammen liegen. 100/1.

Fig. 13. Spirogyra setiformis. Zwei Chlorophyllbänder mit Oxalatkrystallen, vier- und dreiarmigen Zwillingskreuzen. 675/1.

Fig. 14. Closterium rostratum. Zygote nach Behandlung mit Schwefelsäure die ungelösten Gypskrystalle enthaltend. 675/1.

Ueber farbige körnige Stoffe des Zellinhalts.

Von

Dr. P. Fritsch.

Mit Tafel XI—XIII.

Auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. Robert Caspary habe ich im Herbste des Jahres 1881 Pflanzentheile, welche durch farbige, körnige Stoffe des Zellinhaltes, nicht durch Flüssigkeiten, für das blosse Auge gefärbt erscheinen und zwar mit Ausschluss des körnigen Chlorophylls, an Material, das im Königl. botanischen Garten zu Königsberg gezogen, mit einem Mikroskope von Seibert & Kraft in dem Laboratorium des genannten Gartens untersucht, wobei der anatomische Bau dieser Körner, ihr Verhalten den verschiedenen chemischen Reagentien gegenüber einer genaueren Beobachtung unterzogen wurden, ohne dabei aber auf ihre Entwickelung Rücksicht nehmen zu können, weil ich es in der Zeit der Untersuchungen stets mit bereits vollständig ausgebildeten Pflanzentheilen zu thun hatte. Es setzen so meine Beobachtungen in dem Momente ein, wo das Farbkorn sich schon vollständig als solches entwickelt hat.

Von der Untersuchung ausgeschlossen waren sämmtliche grün gefärbte Pflanzentheile, soweit in ihnen die Färbung durch körniges Chlorophyll bedingt wurde. Bei der fleissigen Bearbeitung gerade dieses Farbstoffes, der eine eigene Literatur schon besitzt, hiesse es doch nur schon Bekanntes wiederholen, wollte ich den vielen Untersuchungen und Beobachtungen, die wir über ihn schon besitzen und die eigentlich nichts mehr von ihm unklar lassen, neue hinzufügen.

Ich habe deshalb nur die anderen Pflanzenfarben in den Kreis

meiner Arbeit gezogen und dieselben auch dann nur, wenn sie im Zellsafte sich nicht gelöst, sondern als körnige Stoffe vorfanden.

Was ich an Literatur über diesen Gegenstand gefunden habe, ist ebenso dürftig wie sich oft widersprechend. Was ersteres anbetrifft, so ist dieser Umstand wohl bedingt durch die ungemeine Seltenheit, mit der die Pflanzenfarben als körnige Stoffe und nicht im Zellsafte gelöst sich vorfinden. So habe ich über 200 Pflanzen untersucht, von denen sich ungefähr nur dreissig Farbkörner beobachten liessen, obgleich ich mich nicht, wie Hildebrand, auf die Blüthen allein beschränkt habe.

Dieser sagt[1]): „Die Farben der Pflanzen bieten ein weites, stellenweise sehr schwieriges und vielfach noch wenig bearbeitetes Feld der Untersuchung". Eben dasselbe sagt v. Mohl in der „vegetabilischen Zelle" p. 45: „Ueber die anatomischen Verhältnisse der übrigen (nachdem er das Chlorophyll behandelt) Pflanzenfarben wissen wir noch sehr wenig. Die rothen und blauen Farben sind gewöhnlich im Zellsafte aufgelöst, namentlich der rothe Farbstoff der im Herbste sich roth färbenden Blätter, der meisten Blüthen und der rothen Früchte, sowie der blaue Farbstoff der meisten Blüthen. Nur in sehr seltenen Fällen findet sich der rothe und blaue Farbstoff der Blüthen in Form von Kügelchen, z. B. der rothe bei Salvia splendens, der blaue bei Strelitzia Reginae. Ob hier das Pigment ebenfalls wie das Chlorophyll an einen fremden, ein Kügelchen bildenden Rest gebunden ist, oder für sich allein das Kügelchen bildet, ist unbekannt."

Aehnliches sagt Unger in seiner „Anatomie und Physiologie der Pflanzen", 1855, p. 110, und Schacht in seinem Lehrbuch der „Anatomie und Physiologie der Gewächse", Bd. I, p. 65 und Bd. II, p. 292. Sachs sagt über die Farbkörner ausser dem Chlorophyll so gut wie gar nichts in seinem „Handbuch der Botanik".

Das umfassende Werk des Wiener Professors Dr. Adolf Weiss „Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffes in Pflanzenzellen", veröffentlicht in den Sitzungsberichten der Akademie, will, wie es sein Titel sagt, eine Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Farbkörner geben. Er hätte für Entwickelung besser

---

1) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. III, p. 59.

Entstehung oder Bildung sagen können, denn er verfolgt die Farbkörner von ihrem allerersten Bildungszustande bis zu dem Zeitpunkte, wo sie sich als färbende Substanzen geltend machen. Ihre weitere Entwickelung wird gar nicht oder nur sehr flüchtig berührt. Weitaus das grösste Gewicht legt Weiss auf die Entstehung, die er in Parallele mit der der Chlorophyllkörner bringt. Inwieweit ihm dieses gelingt, lasse ich dahingestellt, was er aber von den Umformungen der Farbkörner giebt, weicht oft bedeutend von dem Resultate meiner Untersuchungen ab, wie ich später zeigen werde.

Die Untersuchungen des Herrn Dr. Kraus über die Farbkörner bei Solanum Pseudocapsicum[1]) stimmt dagegen so genau mit den meinigen überein, die ich allerdings an anderen Pflanzen anstellte, dass sie den besten Beweis für die Richtigkeit meiner Beobachtungen liefern, um so mehr, da mir seine Arbeit erst zu Gesichte kam, als ich meine Untersuchungen bereits beendet hatte und so von einer Beeinflussung nicht die Rede sein kann. Auch erscheinen mir seine Erklärungen der irrthümlichen Ansichten anderer Forscher so zutreffend und einzig richtig, dass ich oft nicht Anstand genommen habe, seine Ansichten zu adoptiren, zumal seine Arbeit bis dahin die neueste war, die wir über dieses Thema besitzen.

Ich beginne mit dem nach dem Chlorophyll wohl am meisten in der Pflanzenzelle verbreiteten Farbstoffe, dem Gelb.

Ausgeschlossen von den Untersuchungen, als nicht in den Bereich meiner Arbeit gehörig, waren hier die im Herbste sich gelbfärbenden Laubblätter, deren Farbe (Xanthophyll), zwar auch durch Körner verursacht, nur durch Umwandlung des in ihnen enthaltenen Chlorophylls bedingt wird. Bei allen anderen gelbgefärbten Pflanzentheilen (vorzugweise Blüthen) kommt der gelbe Farbstoff weitaus am häufigsten in der Form von Körnern vor, so namentlich fast bei allen gelbblühenden Compositen. Als Pflanzen, in denen man gelösten gelben Farbstoff beobachten kann, führt[2]) Weiss an ausser der hierfür schon bekannten gelbblühenden Varietät von Dahlia variabilis, Althaea Sieberi, Tagetes-Arten, bei beiden in den Blumenblättern, Antirrhinum majus, Delphinium formosum, Polemonium coeruleum,

1) Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 135 ff.
2) Sitzungsb. d. Akad. i. Wien. Math.-Naturw. Cl. 1866, Bd. 54, p. 175.

Linaria bipartita, Cucurbita Pepo, Edwardsia grandiflora, Brachysema acuminata, Pentstemon Cobaea und nitidum, Digitalis lutea; bei diesen in Haarzellen.

Doch lässt es Weiss unentschieden, ob wir in allen diesen Fällen es wirklich mit einer Lösung des Farbstoffes zu thun haben, oder mit unendlich feinen, mit den jetzigen Mikroskopen nicht mehr wahrnehmbaren Körnchen, die in der Zelle dicht gedrängt liegen und so dieselbe gleichmässig, wie mit Saft gefärbt erscheinen lassen.

In weitaus den meisten Fällen tritt nun der Farbstoff in Form von Körnchen auf und zwar nicht nur in der runden Form, wie Hofmeister es angiebt[1]), sondern in den verschiedensten Gestalten. wie ich sogleich zeigen werde.

Bei dem gelben Farbstoffe sind diese Körner nun niemals massive, eigentliche Farbkugeln, sondern sie enthalten in ihrem Innern, wenigstens bei den von mir untersuchten Pflanzen, stets Einschlüsse von einer an sich farblosen Substanz, die durch Jod gebräunt wird, was auch schon Hofmeister beobachtet hat[2]), und die ich daher für Protoplasma halte. Weiss will überall, wie beim Chlorophyll Stärke als Farbstoffträger haben nachweisen können[3]). Auch behauptet er (p. 176), dass diese meistens von runder oder sphäroidaler Gestalt sind und nur selten als spindelförmige, zweispitzige Gestalten auftreten, wie solche beim orangen Farbstoff die häufigsten sind. Nun, wir werden ja sehen, inwieweit Weiss Recht hat.

Ich beginne mit

Impatiens longicornu (Fig. 1—3).

Die Farbe der mattgelben Blüthen wird durch zarte, hellgelbe Körnchen verursacht, die, wie Fig. 1 zeigt, in sehr verschiedener Zahl die sonst nur farblosen Saft enthaltenden Zellen erfüllen. Doch giebt es an einzelnen Stellen, die sich schon äusserlich als rothe Punkte bemerkbar machen, Zellen, die mit einem gelösten rothen Farbstoff gefüllt sind.

---

1) Lehre von der Pflanzenzelle, p. 375.
2) ibi.
3) A. a. O. Bd. 54, p. 176.

Fig. 1. Schon bei 600facher Vergrösserung kann man beobachten, dass die gelben Körnchen keineswegs von gleicher Gestalt sind, und dass sie auch in ihrer Grösse sehr variiren, indem sich solche von unmessbarer Kleinheit neben anderen bis zu 0,0336 mm Durchmesser finden. Erstere zeigen lebhafte Molekularbewegung, die aber schon bei grösseren, solchen von 0,0033 mm Durchmesser, nicht mehr beobachtet werden konnte. Wendet man stärkere Vergrösserung an (ich untersuchte bei 1370facher mittelst Immersion), so kann man leicht die Ungleichheit in der Gestalt der Farbkörner beobachten. Es finden sich einmal vollkommen massive Farbkörner, deren Durchmesser im Mittel 0,0033 mm beträgt; dann treten solche auf, deren Umfang grösser geworden ist dadurch, dass in ihrem Innern ein oder mehrere Hohlräume entstanden sind. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,0056—0,0336 mm (Fig. 3a und b).

Ist ein Hohlraum vorhanden, so erscheint das Farbkorn ringförmig (Fig. 2). Dass wir es aber auch oft mit mehreren Hohlräumen zu thun haben und nicht mit einem einzigen, der nur an verschiedenen Stellen die äussere Schicht des Farbkorns verzehrt hat, wodurch ja auch ähnliche Formen entstehen könnten, beweisen (Fig. 3c) die abgebildeten Farbkörner. Bei ihnen sieht man, wie an einzelnen Stellen besonders stark gewachsene Hohlräume die äussere Wandung des Farbkorns schon gesprengt haben, während andere, weniger entwickelte noch erhalten sind. Weiter finden wir in den Zellen langgestreckte, stäbchenförmige, gabelförmige oder unregelmässig gestaltete Farbkörner, deren oft höchst bizarre Formen die folgenden Zeichnungen wiedergeben (Fig. 3d).

Endlich finden sich Haufen von unmessbar kleinen, sich lebhaft bewegenden Körnchen (Fig. 2a). Besonders hervorzuheben ist, dass die einzelnen Formen sich nicht auf besondere Zellen oder Zellenschichten irgendwie gesetzmässig vertheilen, wie es Weiss bei Hemerocallis fulva L. angiebt[1]), sondern dass man sie mehr oder weniger häufig in jeder Zelle beobchten kann.

Wie sind nun diese verschiedenen Formen zu erklären?

Dieses ist nicht schwer.

Die ursprünglichste Form der Farbkörner ist die runde, kuglige

---

1) a. a. O. Bd. 54, I, p. 172.

und massive. Diese Körner zeigen keine Vacuole und sind sehr klein (0,0033 mm im Durchmesser). Allmählich bildet sich in ihnen ein Hohlraum, der, anfangs nur ein Pünktchen, bald grösser wird und das Farbkorn dann bedeutend auftreibt (Fig. 3a), so dass es dann oft wie ein mehr oder weniger verbogener Ring erscheint. In anderen Körnern entstehen zwei, drei und mehr solcher Hohlräume (Fig. 3b), die, ungleichmässig wachsend, zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Stellen das Farbkorn durchbrechen. Platzt nur einer oder auch mehrere, während andere Hohlräume noch ruhig bestehen, so entstehen Formen, wie Fig. 3c sie zeigt. Enthielt das Farbkorn nur einen Hohlraum, so entsteht bei dessen Platzen ein U- oder halbmondförmiges Gebilde (Fig. 2b), das sich allmählich streckt.

Hatten sich mehrere Hohlräume gebildet, so entstehen, wenn alle geplatzt sind, Formen, wie Fig. 3d u. f sie wiedergiebt. Fig. 3e endlich zeigt, wie ein Farbkorn in eine grössere Zahl von kleinen Bruchstücken zerfallen ist, aus deren Lage man die ursprüngliche Form noch deutlich erkennen kann. Dieselben Erscheinungen einer Degradation, wie Kraus diesen Prozess nennt (p. 144), lassen alle Farbkörner nach einiger Zeit beobachten, und so werden die kleinsten, unmessbaren Farbkörnchen erklärt.

Durch Behandeln mit Alkohol oder verdünnter Salpetersäure kann man den Farbstoff selbst entfernen, und es bleiben dann farblose Massen zurück, die durch Jod gebräunt werden. Es scheint also hier der Farbstoffträger Protoplasma zu sein.

Jod in Alkohol gelöst färbt die Farbkörner blaugrün, wobei in einigen durch Kontraktion der Hohlraum verschwindet, indem der Alkohol als wasserentziehendes Reagens wirkt. Concentrirte Schwefelsäure löst sie auf nach vorheriger Blaufärbung, die aber nicht beständig ist: sie geht allmählich in ein schmutziges Graugrün über, und verblasst dann immer mehr.

Kalilauge löst den Farbstoff mit grüner Farbe und Salzsäure färbt ihn nach einiger Zeit hellblau.

Dieselben Verhältnisse finden sich fast ebenso wieder in den Zellen der Blumenblätter von verschiedenen Tropaeolum - Arten (Fig. 4 u. 5).

Tropaeolum majus.

Hier verdanken die mehr oder weniger gelbrothen Blüthen ihre Färbung gelben Farbkörnern und einem braunrothen Safte. Die mannigfachen Schattirungen und die streifige Färbung dieser Blüthen rührt von der verschiedenen Vertheilung der färbenden Elemente her, indem sich Zellen finden, die bei farblosem Safte nur gelbe Farbkörner, neben solchen, die nur gefärbten Saft und solchen, die beides, gefärbten Saft und gelbe Farbkörner enthalten. Diese zeigen dasselbe chemische Verhalten, wie die bei Impatiens longicornu. Salzsäure färbt sie sehr bald hellblau; Salpetersäure und ebenso Alkohol entfärben sie, wonach farblose Körner zurückbleiben, die von Jod gebräunt werden, was auch hier auf einen protoplasmatischen Farbstoffkörper schliessen lässt.

Concentrirte Schwefelsäure lässt die Farbkörner aufquellen und färbt sie wieder dunkelblau, welche Farbe allmählich schmutzig blaugrau wird und endlich verblasst. Jod färbt sie schön grün. Kalilauge scheint nur auf den gelösten braunrothen Farbstoff zu wirken, der durch sie erst grün, dann gelb gefärbt wird, während die gelben Farbkörner nicht bedeutend angegriffen werden. Ihre genaue Beobachtung wurde durch das beständige Trübewerden der Präparate während dieses Prozesses sehr erschwert.

Auch hier zeigen die Farbkörner alle jene Differenzirungen, die ich bei Impatiens longicornu beschrieben habe.

Es kommen massive, kugelige Körner vor, von denen die grössten einen Querdurchmesser von 0,0026 und einen Längendurchmesser von 0,0065 mm zeigen (Fig. 4). Dann lassen sich wieder solche beobachten, die im Innern einen wachsenden Hohlraum (Fig. 5) haben, der aber hier lange nicht die Grösse wie bei Impatiens longic. erreicht. Auch zeigten diese Körner nur je einen solchen Hohlraum, nicht mehrere, wie sie bei der ebengenannten Pflanze zu beobachten waren. Dieses erklärt auch die einfacheren Formen der länglichen Farbkörner. Wird nämlich der Hohlraum so gross, dass er das Korn sprengt, so entstehen zwar auch oft vielfach gewundene und gekrümmte Gestalten, meistens aber einfache U- oder sichelförmige, die sich bald strecken und dann wenig differenzirte Spindeln entstehen lassen, die schliesslich in eine gelbe krümliche Masse zer-

fallen. Doch kann man letztere auch künstlich entstehen lassen, indem man auf die Farbkörner längere Zeit Wasser wirken lässt. Es zerfallen hierbei die rundlichen direkt in diese krümliche Masse, ohne die einzelnen Entwickelungsphasen durchzumachen.

Oenothera biennis (Fig. 6).

In den Zellen der Blüthe bei den verschiedenen Nachtkerzen-Arten sehen wir genau denselben Prozess sich wiederholen.

Auch hier findet sich der gelbe Farbstoff, der die schwefelgelbe Färbung der Blüthen bedingt, im farblosen Zellsafte ungelöst als Körnchen von der verschiedensten Form und Gestalt. Sie liegen in den Zellen in sehr grosser Menge neben einander, so dass oft nur wenig Raum zwischen ihnen übrig bleibt, wodurch die intensivere Färbung der Blumenblätter bedingt wird.

Sie selbst sind sehr klein; im Mittel zeigen sie einen Durchmesser von nur 0,00424 mm. Im Uebrigen wiederholen sich alle Formen wie bei Impat. longic. Es finden sich kleine, rundliche, massive Farbkörner, in denen ein oder auch mehrere Hohlräume ganz wie bei den früher beschriebenen Pflanzen entstehen, die sich vergrössern, dadurch das Farbkorn sprengen und so, wie aus der Zeichnung ersichtlich, eine Menge der verschieden gestaltesten Formen entstehen lassen.

So finden wir einfache Spindeln neben hufeisenförmigen und oft wunderlich gekrümmten Farbkörnern, die allmählich zu unmessbar kleinen Körnchen zerfallen. Ist diese Umwandlung bei allen ursprünglichen Farbkörnern vor sich gegangen, so ist die ganze Zelle mit äusserst kleinen Körnchen erfüllt, die wegen ihrer Menge auf den ersten Blick oft nur wie eine körnigkrümliche, gelbgefärbte Masse erscheinen.

Concentrirte Schwefelsäure löst den Farbstoff auf, indem sie ihn erst blau färbt, dann blaugrün und ihn dann mehr und mehr erblassen macht. Jod färbt die Farbkörner schön blaugrün; Salpetersäure färbt sie auch erst hellblau, ehe sie sie entfärbt. Letzteres thut auch Alkohol, und die entfärbten Körner werden durch Jod gebräunt. Kalte Kalilauge wirkt sehr langsam und wandelt die Farbkörner in kleine gelblich grüne Kugeln um.

Ferner habe ich dieselbe Art von Farbkörnern beobachtet bei

Cerinthe aspera (Fig. 7).

Die Färbung der röhrigen Blumenkrone rührt von gelben Farbkörnern und an der Stelle, wo der rothbraune Streifen sich markirt, von ebenso gefärbtem Safte her. Von den schwefelgelben Farbkörnern lässt sich wieder als ursprüngliche Form die kuglige und massive beobachten, in denen sich nach einiger Zeit ein oder auch mehrere Hohlräume bilden, durch deren allmähliches Grösserwerden das Farbkorn erst aufquillt und dann gesprengt wird.

Da hier in einem Korn mehrere Hohlräume entstehen, so werden durch ihr Platzen die eigenthümlich ausgebuchteten Gestalten erklärt, die sich so oft in den Zellen beobachten lassen. In den so entstandenen länglichen Formen bilden sich wieder neue Hohlräume, deren Weiterentwickelung eine weitere Differenzirung der einzelnen Farbkörner bedingt, bis auch hier wieder unmessbar kleine, in starker Molekularbewegung begriffene Körnchen resultiren. Das chemische Verhalten der Farbkörner bei Cerinthe asp. ist dasselbe, wie bei denjenigen der vorerwähnten Pflanzen. Jod färbt sie wieder blaugrün. Auf Zusatz von concentrirter Schwefelsäure werden die Körner erst grün[1]), dann blau, welche Farbe allmählich immer mehr erblasst. Salzsäure bewirkt eine hellblaue Färbung der Körner. Nach ihrer Entfärbung mit Alkohol wurde die restirende farblose Masse schwach gelblichbraun bei der Einwirkung von Jod. Hierbei ist zu erwähnen, dass bei dem Behandeln mit Alkohol eine solche Kontraktion des Zellinhaltes erfolgte, dass in ihm die respectiven Farbstoffträger sich nur äusserst schwer erkennen liessen.

Wenngleich es hierdurch etwas zweifelhaft war, ob die Farbkörner wirklich einen protoplasmatischen Farbstoffträger besitzen, oder ob die Jodreaction bedingt wird durch freies Protoplasma, d. h. solches, das nicht an der Bildung der Farbkörner theilnimmt, so spricht doch die ganze Analogie dieser Farbkörner mit denen bei Impatiens longic., Tropaeolum, Oenothera dafür, dass wir es auch

---

1) Dieses Grün ist wahrscheinlich nur ein Gemenge von unangegriffenem Farbstoff, also gelbem und solchem, der unter der Einwirkung der Schwefelsäure schon gebläut ist.

hier mit einem protoplasmatischen Farbstoffträger, wie er bei jenen deutlich zu beobachten war, und wie es für Tropaeolum majus auch Hofmeister angiebt[1]), zu thun haben. Wie Weiss behaupten kann, als Träger des Farbstoffes stets, wie bei dem Chlorophyll, Stärke gefunden zu haben, ist mir unerklärlich, es müsste denn sein, dass der Farbstoffträger nach aussen hin aus Protoplasma besteht, während sich im Innern, von diesem vollkommen eingehüllt, Stärke findet, was allerdings mit seiner Ansicht von der Stärkebildung übereinstimmen würde. Ich werde weiter unten auf diesen Punkt noch einmal zu sprechen kommen.

Dass von ihm aber die von mir beobachteten Differenzirungen des Farbkorns vollständig übersehen worden sind, nimmt sehr Wunder bei seiner sonst äusserst sorgfältigen Beobachtungsweise und lässt sich nur damit erklären, dass Weiss den Schwerpunkt seiner Untersuchungen in die Entstehungsweise der Farbkörner verlegt, die allerdings damit, dass letztere als färbende Elemente sich manifestiren, beendet ist. Die hierauf folgenden Prozesse, lediglich eine Degradation der entwickelten Farbkörner, waren für ihn, als ausserhalb des Bereiches seiner Forschung liegend, von geringer Bedeutung, daher seine Gleichgültigkeit diesen höchst merkwürdigen Umformungserscheinungen gegenüber, die ihm keineswegs aber vollständig unbekannt waren[3]).

Ich wende mich jetzt zu einer Reihe von Pflanzen, deren Blüthenfarbe zwar auch von gelben Farbkörnern verursacht wird, bei denen aber andere Degradationsprozesse zu beobachten sind, als wir sie bisher kennen gelernt haben.

Calendula officinalis (Fig. 8—9).

In den Zellen der Randblüthen finden sich gelbe Farbkörner in lebhafter Molekularbewegung; ihre Zahl ist in den einzelnen Zellen sehr verschieden. Oft liegen sie dicht gedrängt neben einander, so dass die Zelle scheinbar nur von einer krümlichen Masse gefüllt ist, daneben finden sich aber auch solche Zellen, in deren farblosem

1) Behre von der Pflanzenzelle p. 378.
2) a. a. O. Bd. 54 p. 159 ff.
3) a. a. O. Bd. 54 p. 168 u. 175.

Safte einige wenige Farbkörner vorhanden sind, so dass man ihre Umformungserscheinungen sehr gut beobachten kann.

Bei 1370facher Vergrösserung kann man zunächst wahrnehmen, dass die Farbkörner sehr verschieden gross sind. Es finden sich solche von unmessbarer Kleinheit neben anderen, deren Durchmesser zwischen 0,00112–0,0039 mm schwankt.

Betrachten wir diese genauer, so finden wir einmal runde, massive Farbkörner (Fig. 9a), an denen Details nicht zu beobachten sind. Ihr Durchmesser ist im Mittel 0,00112 mm. Diese Körner wachsen allmählich, wobei man dann sich ihren Rand von der helleren Mitte ringförmig abheben sieht, indem sich in ihrem Innern ein Hohlraum bildet (Fig. 9b). In diesem Stadium ist ihr mittlerer Durchmesser 0,0028 mm. Dieser Hohlraum führt nun aber kein Zerplatzen der ganzen Kugel herbei, sondern letztere treibt sich allmählich von innen nach aussen in kleine Kügelchen, wobei sich ihr Volumen beständig vergrössert, bis der Durchmesser eine Grösse von 0,0039 mm erreicht (Fig. 9c). An dieser Differenzirung nimmt auch die Peripherie theil, so dass das ganze Farbkorn schliesslich ein feinkörniges Ansehen erhält. Nach einiger Zeit trennen sich die neuen kleinen Kügelchen (Fig. 9d) allmählich von einander, doch so, dass man nach einiger Zeit aus ihrer Lage die Form des ursprünglichen Korns noch erkennen kann (Fig. 9e). Dann vertheilen sie sich allmählich in der ganzen Zelle.

Concentrirte Schwefelsäure wirkt ganz eigenthümlich auf diese Farbkörner. Sowie sie nämlich an die Zelle herantritt, hört die Molekularbewegung auf, die einzelnen Körner werden tropfenförmig, fliessen dann zu einer dicklichen, gelben Flüssigkeit zusammen, die bald grün und dann blau wird. Auch Kalilauge führt sie in orangerothe Tropfen über. Alkohol und auch conc. Salzsäure lösen sie auf, letzte mit grüner Farbe, indem die Körner erst wieder gelbe Tropfen bilden, die mit grüner Farbe gelöst werden. Salpetersäure wirkt ähnlich wie Schwefelsäure.

Genau dieselben Verhältnisse treffen wir wieder an bei verschiedenen Tagetes-Arten, von denen als Repräsentant gelten mag

Tagetes glandulifera (Fig. 10).

Die Zellen der Blumenblätter enthielten bei den von mir unter-

suchten Arten von Tagetes farblosen Saft, und, wie es schon Weiss angiebt[1]), goldgelbe bis gelbbraune Farbkörner.

Den violetten Zellsaft, den er in den Nagelpartieen der Blumenblätter noch gefunden hat bei Arten, die er allerdings nicht nennt, habe ich nicht vorfinden können.

Die Farbkörner zeigen nun trotz ihrer oft beträchtlichen Abweichung in der Farbe gleiche chemische und physiologische Eigenschaften.

Sehr erschwert wurde die Untersuchung durch die stark papillöse Beschaffenheit der Zellen.

Die Farbkörner selbst sind sehr klein und in beständiger Molekularbewegung; es zeigen die grössten von ihnen im Mittel nur einen Durchmesser von 0,0026 mm[2]). Sie zeigen, wie bei Calendula officinalis, wieder vier Stadien des Zerfalles, indem runde, massive Körner vorkommen, an denen besondere Einzelheiten nicht zu beobachten sind. Doch bildet sich in ihnen nach einiger Zeit ein Hohlraum, der sich, wenn er eine bestimmte Grösse erreicht hat, wobei natürlich der Umfang des ganzen Kornes ein grösserer geworden ist, allmählich mit äusserst kleinen Körnchen füllt, oft bis zu zwölf Stück und mehr. Diese sind oft ziemlich deutlich wahrzunehmen und zeigen dann lebhafte Molekularbewegung. Sie mögen verursacht haben, dass das ganze Farbkorn dem Herrn Weiss als gekörnt erschienen ist.

Der Prozess ist also hier genau derselbe, wie bei Calendula officinalis. Nachdem das Korn in lauter kleinste Körnchen sich getheilt hat, trennen sich diese und vertheilen sich nach einiger Zeit in der ganzen Zelle.

Auf Zusatz von concentrirter Schwefelsäure zog sich zunächst das Protoplasma mit den in ihm eingebetteten Körnern zusammen. Diese wurden zu einer formlosen, braunen Masse umgewandelt, die sich bald in eine blaue, zähfliessende Flüssigkeit auflöste; diese trat aus den Zellen heraus, in denen eine grünblaue, krümliche Masse zurückblieb.

---

1) a. a. O. Bd. 54, I, p. 159.

2) Weiss giebt die Grösse der Durchmesser bei Tagetesfarbkörnern auf 0,0018—0,005 mm an (p. 149).

Jod färbte die Farbkörner grün[1]; Salpetersäure entfärbte sie und Kalilauge löste sie zu einem gelbgrünen Safte auf. Nach der Entfärbung mit Alkohol blieben farblose Kügelchen zurück, die von Jod gebräunt wurden. Wir haben es also auch hier mit einem stickstoffhaltigen (protoplasmatischen) Farbstoffträger zu thun.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei den nun folgenden vier Pflanzen, bei denen eine genauere Untersuchung durch verschiedene sich geltendmachende und bei den einzelnen Pflanzen zu erwähnende Schwierigkeiten zum Theil ganz unmöglich gemacht wurde.

Viola tricolor (Fig. 11).

Die blaue Färbung der Blumenblätter wird hier durch einen im Zellsafte gelösten blauen Farbstoff bedingt. Nur am Grunde des untersten Blumenblattes findet sich ein hochgelber Fleck, und hier können wir gelbe Farbkörner beobachten, die im farblosen Zellsafte in sehr verschiedener Menge die einzelnen Zellen erfüllen. Von diesen enthalten einige nur wenige Farbkörner, andere sind von ihnen ganz erfüllt, so dass es schwer fällt, ein einzelnes Korn herauszufinden. Ein grosser Uebelstand hierbei ist, dass an dieser Stelle die Zellen so stark papillös sind, dass es schwer fällt, einen brauchbaren Schnitt zu erhalten. Ihrem chemischen Verhalten nach schliessen sich diese gelben Farbkörner denen der vorher besprochenen Pflanzen in etwas an.

Concentrirte Kalilauge lässt sie allmählich verschwinden, wobei in gleichem Masse statt ihrer und aus ihnen entstanden gelbe Oeltropfen sich bilden, d. h. Tropfen, die sich von dem Zellsafte absondern, sich nicht mit diesem mischen, sich also ganz wie Oeltropfen in Wasser verhalten.

Schwefelsäure bewirkt eine grüne Färbung des ganzen Zellinhalts, in der die meisten Farbkörner verschwinden; einige werden blau. Sowie Jodlösung in die Zelle drang, ballte sich das Protoplasma mit den Farbkörnern zu einer braunen Masse zusammen.

Im Uebrigen sind diese Körner kugelrund und sehr klein. Doch lassen sie auch eine Umformung beobachten. Es bildet sich wieder

1) cfr. Weiss, Bd. 54, I, p. 168.

im Innern des Farbkorns ein Hohlraum, der sich vergrössert und an der dünnsten Stelle das Farbkorn schliesslich durchbricht. Es entstehen so U-förmige Gestalten, die sich etwas strecken.

Wenn nun auch hier keine eigentlichen Spindeln zu beobachten waren, was wohl nur die papillöse Beschaffenheit der Zellen verhinderte, so zweifle ich nicht daran, dass sich solche doch vorfinden, wahrscheinlich in solchen Zellen, in denen die in geringer Anzahl vorhandenen Farbkörner sich nicht gegenseitig behindern.

Bei

Rudbeckia laciniata

ist Aehnliches der Fall.

Bei dieser Composite rührt die gelbe Farbe der Randblüthen von gelben Farbkörnern her, die bei farblosem Zellsafte mehr oder weniger dicht die Zellen erfüllen.

Alle Farbkörner befinden sich in starker Molekularbewegung. Auch sind sie ausserordentlich klein, lassen dabei aber doch einen Unterschied von grösseren und kleineren erkennen.

Die Farbkörner zeigen oft einen Hohlraum in der Mitte, der sich auch vergrössert. Zuweilen ist er nicht gut sichtbar und es hebt sich dann nur der Rand ringförmig von der weniger intensiv gefärbten Mitte des Farbkorns ab. In ihr sieht man dann häufig Punkte sich äusserst lebhaft bewegen.

Ob wir es hier mit Verhältnissen, wie bei Calend. offic., zu thun haben, oder nur mit solchen, wie bei Viola, konnte nicht ermittelt werden. Für ersteres spricht, dass neben diesen grossen Farbkörnern eine grosse Menge unmessbar kleinster Körnchen zu beobachten sind, deren Molekularbewegung in ein wahrhaft tolles Gewimmel ausartet. Doch konnten die Uebergangsformen nicht festgestellt werden.

Die Wirkung der alkoholischen Jodlösung liess sich nicht feststellen, da der ganze Schnitt braungefärbt wurde, so dass Einzelheiten nicht beobachtet werden konnten.

Concentrirte Schwefelsäure färbt die Farbkörner erst grün, dann blau, wobei sie aufquellen und dann verzehrt werden. Salzsäure färbt sie grün; Kalilauge bewirkt in ihnen keine Veränderung.

Ob der Farstoffträger hier Protoplasma ist, lasse ich dahin-

gestellt, da nach dem Entfärben mit Alkohol Jodlösung den ganzen Schnitt wieder braun färbte und zwar so intensiv, dass man die Körner aus dem Auge verlor.

Noch weniger befriegend sind die Beobachtungen bei

Digitalis ambigua Murr.

Hier finden sich in den Zellen der Blüthen Farbkörner von äusserst schwach gelber Farbe, die bei starker Vergrösserung so verschwinden, dass nähere Einzelheiten an ihnen nicht erkannt werden konnten, obgleich die grössten unter ihnen einen Durchmesser von 0,00448 mm zeigten. Ein Versuch, sie mit Anilinblau zu färben und sie deutlicher werden zu lassen, misslang vollständig.

Bei 1370facher Vergrösserung konnte man in einigen sich bewegende Punkte beobachten, was auf ähnliche Verhältnisse wie bei Calend. offic. schliessen lässt.

Concentrirte Schwefelsäure färbt die Farbkörner erst grün, dann blau und löst sie dann auf. Alkoholische Jodlösung färbt sie blaugrün; die mit Alkohol entfärbten Körner werden durch Jod nicht gefärbt. Kalte Kalilauge wirkt gar nicht, heisse führt den Farbstoff in gelbe Tropfen über.

Als noch hierher gehörig führe ich weiter an

Salpiglossis variabilis (Fig. 12—13).

Die blauen Blüthen enthalten in der Epidermis Zellen mit blauem Safte und eingestreuten gelben Körnern; darunter aber findet sich eine Schicht, in deren Zellen nur die Farbkörner allein vorkommen. Hier sind sie so klein und liegen so dicht gedrängt, dass eine genauere Untersuchung nicht möglich war; in den oberen Schichten, wo sie weniger dicht gelagert, hindert dieselbe wieder der blaue Saft.

Auf diesen wirken übrigens die Mineralsäuren ganz eigenthümlich. Zieht man nämlich die Blüthen mit Alkohol aus und setzt zu diesem Extrakt einen Tropfen einer dieser Säuren, so tritt selbst bei starker Verdünnung eine prachtvolle rosa Färbung ein, während Alkalien ihn grün färben. An Alkohol geben die Farbkörner den Farbstoff ab und es bleiben farblose Kugeln zurück, die sich durch Jodreaktion als Protoplasma zu erkennen geben.

Salzsäure färbt die Körner braungelb; Salpetersäure entfärbt sie, concentrirte Schwefelsäure löst sie auf unter Blaufärbung; Jod färbt sie grün und Kalilauge löst sie auf.

Hiermit enden meine Untersuchungen des gelben Farbstoffes, und fasse ich, bevor ich zu einem anderen übergehe, das Resultat derselben noch kurz zusammen:

Die gelben Farbkörner zeigen bei allen untersuchten Pflanzen in ihrem Verhalten den meisten chemischen Reagentien gegenüber sehr viel Aehnlichkeit mit einander. Bei allen Pflanzen färbt Jod die Farbkörner grün; concentrirte Schwefelsäure löst sie auf, wobei der Farbstoff in ein mehr oder weniger tiefes Blau übergeht. Salpetersäure zerstört den Farbstoff und entfärbt so die Farbkörner (bei Oenothera biennis wurden die Körner vor dem Erblassen hellblau, eine Reaktion, die bei den übrigen Pflanzen nicht beobachtet werden konnte). Verschieden wirkte Salzsäure; so werden bei Cerinthe aspera, Impatiens longicornu und Tropaeolum majus die Farbkörner, die auch physiologisch unter sich grösste Aehnlichkeit haben, gleichmässig hellblau gefärbt.

Bei anderen Pflanzen dagegen, wie Calendula offic., Tagetes glandulif., deren Farbkörner gleiche Umänderungserscheinungen beobachten lassen, wirkt Salzsäure lösend, wobei der Farbstoff in Grün umgewandelt wird.

Am wenigsten wirkte diese Säure bei Salpiglossis variab., wo die gelben Farbkörner nur dunkler, braungelb gefärbt wurden, ohne dass weitere Erscheinungen beobachtet werden konnten.

Stets nimmt Alkohol den Farbstoff auf, wonach der Träger desselben als farbloses Kügelchen meistens zurückblieb, wenn nicht sekundäre Erscheinungen, wie bei Rudbeckia, seine Beobachtung verhinderten. In den Fällen aber, in denen der Farbstoffträger, der nur selten fehlt, für sich gewonnen werden konnte, erwies er sich durch Jodreaktion als Protoplasma, mit Ausnahme von Digitalis ambig., wo derselbe durch Jod nicht gebräunt wurde. Stärke konnte niemals nachgewiesen werden, was, wie schon erwähnt, für einzelne Fälle auch von Hofmeister bestätigt wird.

Das Grünwerden der Farbkörner bei der Einwirkung von Jodlösung hat Weiss auch an vielen Pflanzen beobachtet, wie z. B.

bei Lilium bulbiferum, Gaillardia aristata, Gazania splendens, Tagetes erecta u. a. m.

Eine ähnliche Schwefelsäurereaktion, d. h. ein Blauwerden des Farbstoffes beim Behandeln mit Schwefelsäure, was ich bei allen Pflanzen beobachten konnte, fand de Bary[1]) bei Uredineen und Coeman bei Pilobolus, dann aber auch Clamor Marquart bei gelben Blüthen, deren Farbstoff er Anthoxantin nennt[2]).

Dagegen hat, was den Farbstoffträger anbetrifft, Weiss, meiner und auch Hofmeister's Beobachtung entgegen, in den meisten Fällen Stärke allein, oder Protoplasma und Stärke als solchen vorgefunden, wobei im letzteren Falle das centrale Stärkekorn von einer peripherischen Protoplasmaschicht umgeben sein soll. Um also das erstere nachweisen zu können, hat er, so oft er als Farbstoffträger eine von Jod gebräunte Masse vorgefunden hatte, diese mit Kali gekocht, wobei das Protoplasma zerstört und das Stärkekorn blosgelegt werden soll. Auf diese Art ist es ihm vielfach gelungen, nach dem Kochen mit Kali durch Jodreaktion auch da Stärke nachzuweisen, wo er zuerst nur Protoplasma gefunden hat (p. 177).

Es ist nun aber bekannt, dass Kali den lebhaftesten Anthei an der Stärkebildung in der Pflanzenzelle hat, so zwar, dass ohne Kali keine Stärke entsteht, ja dass die bei kalihaltiger Nahrung schon entstandene Stärke bei später eintretendem Kalimangel wieder verschwindet.

Wie aber und auf welche Weise Kali so die Bildung der, Stärke herbeiführen kann, ist bis jetzt noch nicht möglich gewesen zu erklären.

Eine Ausnahme macht allein von allen Kalisalzen das Chlorkalium, das, als Ernährungsflüssigkeit zugesetzt, eine Fortführung der fertigen Stärke bedingt. Doch auch diese Ausnahme lässt sich erklären; denn dieser Prozess führt zu der Annahme, dass in der der Pflanzenzelle eine Zersetzung des Chlorkalis erfolgt, wobei freie Salzsäure entsteht, die nun, wie thatsächlich erwiesen worden ist, die Stärke in lösliche, diffusionsfähige Stoffe überführt[3]).

---

1) De Bary: Morph. u. Physiol. d. Pilze, 1866, p. 11.

2) Sitzungsb. d. Akad. in Wien, Bd. 50, I, p. 6 Anmerk.

3) cfr. Zeitschrift d. Landwirthsch. Versuchsstation, Bd. 13 p. 386 u. Bd. 7 p. 371

Da nun aber so die lebhafte Betheiligung des Kalis an der Stärkebildung konstatirt worden ist, so ist die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen, dass durch das Kochen mit Kalilauge, wie Weiss es stets angewandt hat, ein Theil des den Farbstoffträger bildenden Protoplasmas in Stärke umgewandelt und so die blaue Jodreaktion bedingt wird.

Darauf bezügliche Versuche konnte ich leider nicht mehr anstellen, behalte sie mir aber für spätere Zeiten vor.

Heute kann ich nur, gestützt auf meine und Hofmeisters Beobachtungen, behaupten, dass der Farbstoffträger in den meisten Fällen eine durch Jod sich braunfärbende Substanz, Protoplasma, ist.

Ich wende mich jetzt zu einem anderen Farbstoffe, dem Orange, den ich ungelöst bei einer ganzen Reihe von Pflanzen zu beobachten Gelegenheit hatte.

Ich beginne als Repräsentant der meisten Rosa-Arten mit

Rosa canina.

Es scheinen bei allen (Fig. 14—16) Rosa-Arten die Färbungsverhältnisse dieselben zu sein.

Die Früchte dieser Pflanzen sind rothgefärbt, welche Färbung durch Saft und durch orangegelbe Körner bedingt wird.

Unter der Cuticula findet sich nämlich eine Schicht von Zellen, die nur einen rosa Saft enthalten (Fig. 14). Diese Zellen sind flach (Fig. 15) tafelförmig und enthalten ausser dem gelösten Farbstoff nur noch Zellkerne, farblose Gebilde. Unter dieser Schicht finden sich grössere, weniger flache Zellen, die tief goldgelbe Farbkörner in verschiedener Menge enthalten. Diese sind massive, kugelförmige Gebilde von 0,00486 mm Durchmesser im Mittel (Fig. 16).

Auch sie sind keine soliden Farbkugeln, sondern bestehen aus einem protoplasmatischen Farbstoffträger, der von dem Pigmente infiltrirt ist; denn beim Behandeln mit Alkohol wird dieses gelöst und es bleiben farblose Körner zurück, die sich zuweilen zu krümlichen Massen zusammenballen, wahrscheinlich in Folge einer Kontraktion des gesammten Zellinhalts, auf den der Alkohol als wasserentziehendes Reagenz wirkt.

Jod färbt, wie schon erwähnt, die farblosen Kügelchen braun, Salpetersäure leicht gelblich.

Concentrirte Schwefelsäure verwandelt die orangegelben Farbkörner zuerst zu einer intensiv königsblaugefärbten Masse, die später verzehrt wird. Jod färbt sie grün; Salpetersäure entfärbt sie, während Salzsäure und kalte Kalilauge gar nicht auf sie einwirken. Kochende Kalilauge dagegen verwandelt sie in eine bräunliche Masse, die zum Theil verzehrt wird.

Wir sehen also, dass hier die Verhältnisse ziemlich einfache sind.

Anders ist es der Fall bei

Pirus aucuparia.

In den Früchten dieser Pomacee waren schon lange orangegelbe Farbkörner bekannt, ohne dass aber ihre höchst komplizirte Differenzirung jemals auch nur angedeutet worden wäre.

Es sind hier wieder die obersten Zellenlagen mit rosa Saft gefüllt, doch kommen daneben in denselben Zellen (Fig. 17) auch schon orangefarbene Farbkörner vor.

Weiss, der Aehnliches in den rothgefärbten Theilen der Korolle bei Tydaea hybr. gigantea beobachtet hat, erklärt diesen Fall als zu den Seltenheiten gehörig [1]).

Darunter finden sich Zellen, die bei farblosem Zellsafte eine grosse Menge orangefarbener Körner (Fig. 18) enthalten. Diese unterscheiden sich von den in den peripherischen Zellenlagen vorkommenden durch ihre längliche, sehr oft zwei-, drei- und mehrspitzige Form, während jene mehr rundlicher Gestalt sind.

Der Zusammenhang beider Formen ist nach den weiter oben beschriebenen Umformungserscheinungen der gelben Farbkörner nicht mehr zweifelhaft, zumal sich alle Uebergangsformen vom massiven Farbkorn bis zur vielspitzigen Spindel beobachten lassen.

Ich habe die Früchte von Pirus aucuparia zweimal untersucht; das erste Mal, als sie eben reif geworden, das zweite Mal, als sie, überreif, nur noch lose am Stiele sassen. Schon beim ersten Male konnte ich die Umformung der rundlichen Farbkörner in Spindeln beobachten, von deren weiterer Differenzirung dagegen noch nichts konstatirt werden konnte, wie solches das zweite Mal möglich war.

---

1) a. a. O. Bd. 54, I, p. 178.

Dieser Prozess verläuft folgendermassen:

In rundlichen, massiven Farbkörnern (Fig. 17) von verschiedener Grösse (im Mittel zeigten die grösseren einen Durchmesser von 0,004 mm), entsteht ein Hohlraum, dieser wächst und treibt dabei das Farbkorn auf (Fig. 19a), bis es an der dünnsten Stelle gesprengt wird. Es entstehen so U- oder halbmond- oder sichelförmige Gebilde (Fig. 19b), die zuweilen auch S- oder schleifenförmig geschwungen erscheinen.

Nun strecken sich diese allmählich und es entstehen so mehr oder weniger gekrümmte Spindeln, die im Mittel eine Länge von 0,013 mm und eine Breite von 0,0013 mm besitzen (Fig. 19c).

Soweit liessen sich diese Vorgänge auch schon bei gerade reif gewordenen Früchten beobachten, die weiteren Differenzirungen aber nicht.

In den Spindeln nämlich bildet sich jetzt wieder ein Hohlraum, der, sich der Form derselben anpassend, eine längliche Gestalt zeigt (Fig. 19d). Dieser vergrössert sich nach dem einen Ende der Farbspindel zu, die endlich durch ihn zerspalten wird (Fig. 19e). Doch können auch mehrere solcher Hohlräume in einer Spindel entstehen, welche Formen, wie Fig. 19g, h sie zeigt, verursachen. Jetzt differenziren sich die Farbkörner nicht mehr gleichermassen, sondern bei den einen, denjenigen, die eine verästelte Gestalt zeigen, entstehen in den einzelnen Spitzen längliche Hohlräume, die, nach einem oder dem andern Ende vorschreitend, wachsen und so den Ast wieder theilen (Fig. 19k). Ich beobachtete so auf diese Art entstandene Farbkörner, die auf einer Seite mit nur einer Spitze, dem einen Ende der ursprünglichen Spindel endend, auf der anderen in vierzehn Spitzen ausliefen, von denen wieder einige noch längliche Hohlräume erkennen liessen.

Bei denjenigen Farbstoffgebilden, die an einem Ende zerspalten, also dreistrahlig sind (Fig. 19e), divergiren die durch Theilung einer Spindelspitze entstandenen Aeste allmählich, wobei sich ihre Länge beständig auf Kosten des dritten vergrössert; es wird so das Farbkorn gewissermassen in zwei Theile zerrissen, die sich trennen und so zwei Spindeln bilden, deren Länge mit der der Mutterspindel übereinstimmt (Fig. 19f).

Bei anderen dreispitzigen Farbkörpern entsteht (Fig. 19i) im

Mittelpunkte, von wo die drei Spitzen ausstrahlen, ein dreieckiger Hohlraum. Dieser vergrössert sich mehr und mehr (Fig. 19l), sprengt das Korn und wird so die Ursache einer Menge höchst bizarrer Formen (Fig. 19m).

Hervorzuheben ist noch, dass gar nicht selten die Farbspindeln dem Zellkern eingelagert sind, oder dass sie mit einem Ende an ihm hängen. Auch finden sich Klumpen einer farblosen, durch Jod sich bräunenden Masse (Protoplasma), bei welcher dasselbe der Fall ist.

Die Länge der Spindeln ist ziemlich beträchtlich, 0,033 mm im Mittel.

In chemischer Beziehung zeigen diese Farbkörner grosse Aehnlichkeit mit den früher besprochenen gelben. Concentrirte Schwefelsäure, die den rothen Saft intensiver blauroth erscheinen lässt, färbt die Farbkörner erst braun, dann tief indigoblau und verzehrt sie dann. Salzsäure färbt sie erst hellgrün, dann blaugrün und endlich rein blau, doch ist diese Farbe heller, als die durch Schwefelsäure erzeugte. Dieser Uebergang von Hellgrün zu Blau ist leicht durch die allmähliche Einwirkung der Salzsäure auf den Farbstoff zu erklären; diese färbt ihn blau, welche Farbe sich mit dem ursprünglichen orangegelben Farbstoff erst zu einem Hellgrün, dann Blaugrün zusammensetzt, bis schliesslich aller Farbstoff in Blau übergeführt worden ist.

Jod färbt die jungen Farbkörner schmutzig graugrün, die älteren schön dunkelgrün. Salpetersäure bewirkt Entfärbung; ob sie die Körner vollständig verzehrte, war nicht ersichtlich, da der ganze Zellinhalt gelblichgrün gefärbt und undurchsichtig wurde

Durch Zerreissen der Zellen blosgelegte Körner hinterliessen einen farblosen, krümlichen Rückstand, der durch Jod nicht gefärbt wurde.

Auch kochender Alkohol verzehrte zum grössten Theil die Farbkörner, deren Farbstoffträger auch hier von Jod nicht verändert wurde.

Kochende Kalilauge (kalte wirkte gar nicht) verwandelte die Körner in runde Kügelchen, wobei der Zellinhalt gleichzeitig rothbraun und undurchsichtig wurde.

Dieselben Verhältnisse treffen wir auch bei

Pirus Hostii.

Ich fand hier ebenfalls in der Epidermis rothen Saft und orangegelbe Körner, die in den mehr centralen Zellen allein vorkommen. In ihrer Grösse und Form stimmen sie mit denen vollständig überein, die ich in den eben reifgewordenen Früchten von Pirus aucuparia vorfand.

Ob auch hier eine weitergehende Differenzirung eintritt, muss ich leider dahingestellt sein lassen, da es mir an dem geeigneten Material fehlte. Doch zweifle ich keineswegs daran, zumal Schwefelsäure, Salzsäure, überhaupt alle chemischen Reagentien dieselben Erscheinungen hervorrufen wie bei Pirus aucup. Hervorheben will ich deshalb nur, dass es auch hier nicht gelang, den Farbstoffträger zu erkennen. Er war auch hier eine farblose körnige Masse, auf die Jod nicht färbend einwirkte.

Schon mehr röthlicher erscheinen die Farbkörner bei

Evonymus latifolius (Fig. 20, 21).

Es liegen hier die Samen eingebettet in einem hochrothen Arillus, dessen Farbe durch orangerothe Farbkörner bedingt wird, die in sehr verschiedener Anzahl hier die Zellen erfüllen. Auch bei dieser Pflanze unterscheiden sich die Farbkörner der verschiedenen Zellen je nach der Lage derselben, indem nämlich die peripherischen Zelllagen des Arillus, als die jüngeren, mehr rundliche Farbkörner enthalten, während dagegen in den centralen Schichten solche von länglicher, spindelförmiger Gestalt überwiegen.

Bei den ersteren lassen sich wieder derbe, massive Farbkörner von solchen mit einem Hohlraume unterscheiden. Seltener sind zwei solcher Vakuolen zu beobachten, doch kommt das auch vor. Der oder die Hohlräume wachsen und sprengen das Korn an einer Stelle, wodurch U- und halbmondförmige Farbkörner entstehen. Diese strecken sich allmählich mehr und mehr und werden so zu länglichen, an beiden Enden spitz zulaufenden Spindeln.

Zuweilen wächst der Hohlraum dermassen nach zwei Seiten hin, dass er das Korn in zwei Theile zerspaltet, die auch spindelförmig, aber nur halb so lang wie die ersteren sind.

Endlich finden sich noch Haufen kleinster Farbkörner, Bildungen des Zerfalles der Farbspindeln, die sich durch den Zerfall der letzteren gebildet haben.

Im Ganzen sind die Farbkörner nicht sehr gross. Die längsten Spindeln zeigen 0,00616 mm Länge bei 0,0017 mm Breite.

Ausser diesen färbenden Elementen finden sich in den Zellen eine grosse Menge farbloser Oeltropfen, die eine eigenthümliche Erscheinung beobachten lassen. Entfärbt man nämlich die Farbkörner mit Alkohol, so nehmen die Oeltropfen den gelösten gelben Farbstoff auf; je mehr die Farbkörner erblassen, um so intensiver färben sie sich gelb.

Die Farbkörner selbst verlieren hierbei ihre längliche Gestalt, sie werden rundlich und nehmen zunächst eine dunklere, braunrothe Färbung an, die aber allmählich erblasst und endlich ganz verschwindet. Hierbei werden die Umrisse der Körner selbst immer undeutlicher, so dass schliesslich nicht mehr mit Bestimmtheit behauptet werden kann, ob diese vollständig verzehrt werden. Es wurde daher dieser Versuch an durch Zerreissen von Zellen freigemachten und blossgelegten Farbkörnern wiederholt. Auch diese wurden immer undeutlicher, doch konnte man, wenn auch nur mit Mühe, nach dem vollständigen Verschwinden des Farbstoffes eine zurückgebliebene krümliche, farblose Masse wahrnehmen, die Jod leicht braun färbte. Ob dieses aber Farbstoffträger oder nur Anhängsel gewesen, war bei seiner höchst minimalen Quantität etwas zweifelhaft. Ich halte diese Masse für den sehr kleinen Farbstoffträger.

Jod färbt die Farbkörner selbst schön blaugrün. Concentrirte Schwefelsäure färbt sie erst grün, dann nach einiger Zeit prachtvoll violett und dann tief dunkelblau, worauf sie aufgelöst werden. Salzsäure verändert die Körner nicht, ebenso kalte Kalilauge; kochende löst sie dagegen zu einer gelben ölartigen Flüssigkeit auf, die sich aber mit der natürlichen, frei in der Zelle vorkommenden nicht mischt.

Weiss[1]) hat Evonymus europaeus untersucht und sagt darüber Folgendes:

---

1) a. a. O. Bd. 54, I, p. 22 u. 23.

„Im Arillus von Ev. europ. ist der Farbstoff in Gestalt von Bläschen (!) enthalten und zwar in der Weise, dass grössere, intensiver gefärbte Farbstoffkonkremente im Innern eines Bläschens liegen, welches mit einem äusserst feinkörnigen gelben Farbstoffe erfüllt ist. Nebstbei kommt der erwähnte Farbstoff auch eingelagert auf Zellsaftkörnchen (Amylum) vor (!)

Jod färbt den Inhalt der Bläschen sowie die Körner schön grün. Sie quellen dabei sehr stark an und erscheinen dann mattgrün gefärbt. Nach einiger Zeit zerfallen sie in ein Konglomerat grüner Punkte, in welchem man nach längere Zeit die ursprüngliche Gestalt der Gebilde erkennen kann und in welchem Oeltröpfchen, grüne und gelbe Körnchen zu unterscheiden sind. Schwefelsäure färbt die Bläschen, indem sie dieselben ausdehnt, zunächst grün, hierauf die dunkleren Stellen blau, dann violett." —

Soweit Weiss.

Da diese Beobachtungen so sehr von den meinigen bei Evon. latif. differirten, so wiederholte ich dieselben auch bei der von Weiss untersuchten Spezies, bei

Evonymus europaeus (Fig. 22).

Hier fand ich meine Beobachtungen, die bei Ev. latif. angestellt waren, vollständig bestätigt.

Die peripherischen Zellenlagen des Arillus enthalten eine orangerothe, krümliche Masse, die eine körnige Struktur nur schwer erkennen lässt. Ausserdem finden sich hier in den Zellen nur sparsam farblose Oeltropfen, während die mehr central gelegenen Zellen eine grosse Menge Oel führen, so dass die Tropfen beinahe die Grösse der Zellen erreichen. Hier finden wir nun orangefarbene Körner in oft sehr grosser Menge in den einzelnen Zellen vor.

Ihre Gestalt ist wie die bei Evon. latif., indem auch hier aus der ursprünglich kugeligen, massiven sich Formen bilden, die durch einen im Innern entstandenen Hohlraum aufgetrieben sind, dann an einer ihrer dünnsten Stelle aufplatzen, wodurch wieder U- und sichelförmige Gebilde entstehen, die sich strecken und so spindelförmige Farbkörner beobachten lassen, die beim Vergehen in kleinste Körnchen zerfallen. Kurz, es wiederholen sich alle Erscheinungen wie bei Evon. latif.; auch in der Grösse stimmen die Farbkörner

beider Pflanzen überein, indem bei Ev. europ. die langen Spindeln im Mittel 0,0066 mm Länge und 0,0013 mm Breite zeigen, während bei Ev. lat. die entsprechenden Zahlen 0,0062 und 0,0017 waren.

Dabei erschienen sie vollständig gleichmässig gefärbt, so dass von „grösseren, intensiver gefärbten Farbstoffkonkrementen im Innern nicht die Rede sein konnte.

Als „Bläschen, die mit einem äusserst feinkörnigen, gelben Farbstoffe erfüllt sind", erschienen sie mir, obgleich ich mit 1370facher Vergrösserung arbeitete, erst recht nicht; und so muss ich auch die Abbildungen, die Weiss hierzu auf Taf. II, Fig. 23 giebt, als durchaus falsch erklären.

Was er damit sagen will, dass „nebstbei der erwähnte Farbstoff auch eingelagert auf Zellsaftkörnchen (die er sogar für Amylum erklärt) vorkommt", ist mir nicht verständlich.

Von seiner ganzen Angabe ist nur richtig, dass die färbenden Elemente durch Jod grün gefärbt werden. Das starke Anquellen und den Zerfall in Oeltröpfchen, das Weiss angiebt, habe ich weder hier noch bei Evon. latif. beobachten können.

Auch bei Evonymus europaeus wirkt die Schwefelsäure ebenso wie bei jenem: erst werden die Körner grün, dann violett und schliesslich blau gefärbt, worauf sie verzehrt werden.

Weiss will zwar dieselben Farben, aber in etwas anderer Reihenfolge, beobachtet haben, indem er auf das Grün Blau und zuletzt Violett folgen sah, was mit meiner Beobachtung auch nicht übereinstimmt.

Endlich führte das Entfärben mit Alkohol auch hier zu demselben Resultate wie bei Evon. latif., indem auch hier als Farbstoffträger Protoplasma konstatirt wurde, während Weiss Amylum gefunden haben will.

Bei einer dritten Art, Evonym. verrucosus, haben genau dieselben Verhältnisse statt, wie bei den beiden andern, so dass die Identität der Farbkörner bei allen dreien nicht bezweifelt werden kann.

Sehr viel Aehnlichkeit mit diesen Farbkörnern haben die im Arillus bei

Celastrus candens (Fig. 23).

Hier finden sich orangefarbene Körner von der verschiedensten Gestalt, indem neben runden massiven solche vorkommen, die durch einen im Innern entstandenen Hohlraum aufgetrieben sind. Zuweilen finden sich solche, die an einem Ende spitz zulaufen und im andern einen Hohlraum haben. Doch im Ganzen sind solche tropfenförmigen Gebilde selten (Fig. 23a).

Ferner entstehen in den mehr centralen Zellen durch das Platzen des Hohlraumes U-, sichel- und hufeisenförmige Gebilde, die sich strecken und so Spindeln entstehen lassen. Ihre Grösse ist sehr verschieden, sie schwankt zwischen 0,00264—0,026 mm Länge, also ungefähr dreimal so viel wie bei den Evonymus-Arten.

Die Spindeln zeigen hier oft eine eigenthümliche Lagerung, indem sie sich strahlenartig in einem oder auch zwei Kreisen um den Zellkern lagern, mit dem sie zuweilen noch zusammenhängen.

Oeltropfen finden sich hier in den Zellen nur in geringer Anzahl und sind sehr klein.

Concentrirte Schwefelsäure färbt die Farbkörner erst schmutzigbraun, dann blau und löst sie dann auf. Jod färbt sie blaugrün; Salzsäure verwandelt sie in goldgelbe Oeltropfen; Kalilauge färbt sie erst braunroth und löst sie dann zu einer goldgelben Flüssigkeit auf.

Orangerothe Farbkörner wurden endlich noch konstatirt bei

Convallaria majalis (Fig. 24).

Hier wird die hellrothe Färbung der Früchte durch orangefarbene Körner verursacht, die eine mehr oder weniger rundliche Form zeigen.

Gewöhnlich kann man in ihrer Mitte einen Hohlraum beobachten, der wächst und das Korn einseitig sprengt. So sind die sich vorfindenden hufeisenförmigen Körner zu erklären; doch gelang es mir nicht, langgestreckte Spindeln als viertes Entwickelungsstadium aufzufinden.

Die Farbkörner liegen unregelmässig in der Zelle verstreut, meistens aber in dichteren Reihen um den verhältnissmässig grossen Zellkern.

Im Mittel beträgt ihr Durchmesser 0,00336 mm.

Alkohol, selbst kochender, entfärbt schwer und unvollkommen, leichter Salpetarsäure, wonach farblose Kügelchen zurückbleiben, die sich durch Jodreaktion als Protoplasma ausweisen.

Also auch hier haben wir es mit einem protoplasmatischen Farbstoffträger zu thun.

Concentrirte Schwefelsäure färbt die Farbkörner erst grün, dann blau, blauroth und löst sie endlich auf. Jod färbt sie blaugrün; Kalilauge löst den Farbstoff mit grünlichgelber Farbe.

Auf Zusatz von Salpetersäure werden die Körner zu einem gelben Safte aufgelöst, der das sich zusammenziehende Protoplasma ärbt und undurchsichtig macht, so dass dann die Körner oft nur schwer zu erkennen sind.

Ich schliesse hiermit meine Untersuchung des orangen Farbstoffes und wende mich zum rothen.

Weiss macht bei dieser Farbe noch einen Unterschied zwischen Mennigroth, Hoch- und Feuerroth, Karmin- und Rosenroth. Er sagt über diese Farben Bd. 54, I, p. 180 ff:

„Mennigroth erscheint im Pflanzenreiche, soweit meine Beobachtungen reichen, fast stets als Mischfarbe, hervorgebracht durch einen gelösten rothen, violettrothen oder violetten Zellsaft und mehr oder weniger gelbe Körner u. s. w.

„Hochroth und Feuerroth kommen meist gelöst vor, manchmal wohl auch als Mischungsfarbe, von gelben ungelösten Farbstoffgebilden und einem gelösten rothen oder violetten Zellsafte hervorgebracht.

„Karmin- oder Rosenroth, diese eigenthümliche mit keiner andern leicht zu verwechselnde Farbe tritt bereits in mehrfacher Form auf. In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle kommt rosenroth freilich eben nur gelöst vor, doch sind die Ausnahmen hiervon nicht gar selten, wo es in Gestalt von rundlichen, spindelförmigen oder birnförmigen Formen auftritt.

„Immerhin gehört es nicht gelöst zu den Seltenheiten und war auch bis dahin völlig unbekannt geblieben.

„In Farbstoffbläschen habe ich es öfters gefunden.“ —

Nun, ich beginne mit einer solchen Seltenheit.

Taxus baccata (Fig. 25).

Der fleischige rothe Samenmantel verdankt seine Färbung intensiv rothen Farbkörnern, die in verschiedener Anzahl die Zellen erfüllen.

Sehr hinderlich war bei dieser Untersuchung die grosse Menge zähen Schleims, der kaum den zehnten Schnitt gelingen liess, aber insofern gute Dienste leistete, als er ein Befeuchten der Präparate mit Wasser nicht nöthig machte, wodurch man die Gewissheit erlangte, dass die verschiedene Gestalt kein Artefakt ist.

Diese zeigen wieder alle Uebergangsformen vom rundlich kugeligen Korn bis zur länglichen Spindel.

Doch sind diese einzelnen Formen nicht auf bestimmte Zellen beschränkt, sondern lassen sich in jeder einzigen beobachten.

Der Gang der Entwickelung ist der gewöhnliche. In runden, massiven Farbkörnern, deren Durchmesser im Mittel nur 0,00264 mm ist, entsteht ein Hohlraum, der grösser wird, zum Rande des Kornes fortschreitet und hier dasselbe an der dünnsten Stelle sprengt. So entstehen wieder U- und halbmondförmige Gebilde, die sich strecken. Doch war es hier nicht möglich, so vollkommene Spindeln zu beobachten, wie sie bei Evonymus-Arten gefunden worden waren.

Dieselben bilden sich wahrscheinlich später, wenn die Frucht überreif geworden ist, was zu beobachten ich weder Zeit noch Gelegenheit hatte. Auch das Fehlen der sonst so gewöhnlichen Produkte des Zerfalls, der sehr kleinen Körnchen, ist für mich ein Beweis dafür, dass zur Zeit der Untersuchung die Differenzirung der Farbkörner noch keineswegs beendigt war.

Concentrirte Schwefelsäure wirkt auf diese ähnlich wie auf die vorher besprochenen; sie färbt sie erst hellgrünblau und löst sie dann auf.

Alkohol und Salpetersäure zerstören resp. lösen den Farbstoff auf, wonach als Farbstoffträger wieder kleine farblose Kügelchen zurückbleiben, die durch Jed gelblich braun gefärbt werden.

Wir haben es also auch hier mit einem protoplasmatischen Farbstoffträger zu thun.

Salzsäure wirkt hier sehr merkwürdigerweise auch entfärbend,

ohne vorher den Farbstoff verändert zu haben. Kalilauge dagegen bewirkt keine Veränderung.

Bryonia dioica.

Die Frucht dieser Pflanze ist im reifen Zustande roth gefärbt, welche Färbung durch rothe Farbkörner hervorgebracht wird.

Da bei dieser Pflanze die Früchte zu sehr verschiedener Zeit reif werden, so dass man häufig an ein und demselben Exemplare alle Uebergänge von der kleinen grasgrünen Frucht bis zur überreifen rothen Beere findet, so war es mir hier möglich, auch die Bildungsweise des Farbstoffes ein wenig zu verfolgen. Leider liess aber ein plötzlich eingetretener Frost mich diese Untersuchungen nicht so weit, als wünschenswerth gewesen, fortsetzen.

Ich gebe erst das Resultat meiner Beobachtung über die Art des Farbstoffes bei der vollständig reifen Frucht an, werde dann auf die Entwickelungsweise desselben, soweit ich eine solche beobachten konnte, zu sprechen kommen, um dann meine Beobachtungen mit denen Anderer zu vergleichen.

Die reife Frucht ist, wie schon erwähnt, eine rothe Beere, die sehr wasserhaltig ist, so dass auch hier die Präparate im eigenen Schnittwasser untersucht werden konnten. Der Farbstoff ist in der wenig dicken, vielleicht nur 20—30 radiären Zelllagen starken Fruchtschale abgelagert, während im Innern die Samen in einem äusserst lockeren, sehr wenig zusammenhängenden und dabei sehr wasserreichem Zellengewebe eingebettet sind.

Fig. 26. In den äussersten peripherischen Zellenschichten finden sich kleine massive Körner von rother Farbe, die mehr oder weniger dicht in den höchst regelmässigen Zellen liegen, von rundlicher Gestalt sind und im Mittel einen Durchmesser von 0,00396 mm zeigen. In einzelnen Zellen kommen grössere Farbstoffkonkremente vor, die oft spindelförmig werden und eine ganz eigenthümliche Bildungsweise haben. Die einzelnen Farbkörner legen sich nämlich an einander und bilden so Schnüre von Farbkugeln, die verschieden lang und von verschiedener Form sind. Die einzelnen Individuen verschmelzen nun nach und nach miteinander, wodurch sich die körnige Struktur verliert; die Ketten erhalten eine gleichmässige Längsrichtung und werden so allmählich zu vollkommenen Spindeln.

So wunderbar dieser Prozess auch ist, so steht er doch keineswegs vereinzelt da, denn Weiss hat in den überreifen Beeren von Asparagus verticillatus genau dieselbe Erscheinung beobachtet[1]).

Unter diesen Zellen finden sich solche, in denen die Farbkörner schon eine weitere Differenzirung beobachten lassen, indem sich in ihnen ein Hohlraum bildet (Fig. 27a), der eine ganz verschiedene Stellung im Korne einnehmen kann; bald liegt er central und ist kreisrund, bald an einer Seite, dann wieder länglich u. s. w., kurz, er zeigt die verschiedensten Gestalten und Lagen.

Die Körner werden hierdurch wieder vergrössert und zeigen dann einen Durchmesser bis zu 0,005 mm im Mittel.

Rückt der Hohlraum nun nach dem einen Ende des Farbkorns vor und sprengt dasselbe durch sein Wachsen, so werden eine Menge verschiedener Formen dadurch bedingt (Fig. 27b, c).

Tritt das Platzen frühzeitig ein, so entstehen die schon bekannten halbmondförmigen Gebilde; hat sich dagegen der Hohlraum nach beiden Seiten hin ziemlich gleichmässig vergrössern können, so zertheilt er schliesslich das Farbkorn in zwei halb so lange, wenig gekrümmte spindelförmige Gebilde (Fig. 27d).

In den innersten Schichten sind diese Prozesse schon vor sich gegangen, und deshalb finden wir in ihnen die durch Streckung der sichelförmigen Gebilde entstandenen Farbspindeln überwiegen. Diese Spindeln zeigen im Mittel einen Längendurchmesser von 0,0119 mm (Fig. 27e). Besonders dicht sind sie meistens um den Zellkern gelagert.

Zwischen diesen Schichten findet sich eine Zellenlage, die gelbe Körner in grosser Menge enthält. Auch diese zeigen massive Formen, dann solche mit einem Hohlraum, dessen Platzen wieder die bekannten Formen erzeugt.

Es sind diese gelben Farbkörner auf eine ganz bestimmte Schicht beschränkt, so dass sie ausserhalb derselben nicht zu beobachten sind. Die rothen Farbkörner werden oft in grosser Menge von Protoplasmamassen umgeben, in denen sie dann dicht gedrängt zusammenliegen. Oft sind es auch nur Protoplasmastränge, die die

1) a. a O. Bd. 50, I, p. 24.

Farbspindeln zu ganzen Ketten verbinden, oder auch nur das einzelne Individuum umhüllen (Fig. 28, 29a—c).

Die Enden der Spindeln sind sehr oft farblos oder vielmehr, erscheinen farblos, weil bei ihrer Kleinheit ein genaues Beobachten ihrer etwaigen Färbung nicht möglich ist, so zwar, dass bei oberflächlicher Untersuchung nicht mit Bestimmtheit gesagt werden kann, ob es noch Theile der Spindel oder feinste, die Spindel umgebende Protoplasmafäden sind.

Dass aber Ersteres der Fall ist, zeigen gewisse Entwickelungsformen, in denen der Hohlraum unmittelbar an den Rand des Farbkorns gerückt ist, so dass er nur noch durch einen farblosen, äusserst feinen Bogen der Farbkornperipherie nach aussen hin begrenzt wird.

Es sind dies Formen, die dem Platzen des Farbkorns unmittelbar vorausgehen.

Von den chemischen Eigenschaften der Farbkörner ist Neues nicht zu sagen. Schwefelsäure färbt sie violett, dann schön blau und löst sie nach einiger Zeit zu einer dicklichen ölartigen Flüssigkeit auf.

Kalilauge wirkte gar nicht auf sie ein; Jod färbt sie dunkel blaugrün; Salpetersäure färbt sie erst grün, dann bläulich, dann werden sie immer blässer, bis sie zuletzt entfärbt sind. Alkohol, selbst siedender, entfärbt nur schwer und unvollkommen. Jod färbt die Farbstoffträger gelblichbraun.

Was nun die Entstehung des Farbstoffes anbetrifft, so habe ich hier nicht die Angaben vieler Forscher bestätigt gefunden, dass der rothe Farbstoff durch Umwandlung des Chlorophylls sich bilde.

Weiss sagt in seinen „Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffes in den Pflanzenzellen“ a. a. O. auf S. 25 Bd. 50, I:

„Die Bildung des Farbstoffes geschieht nicht in der Weise, dass z. B. die Chlorophyllkörner zuerst verschwinden und durch eine Neubildung sich auf einer neuen Unterlage neuer Farbstoff bildet, sondern indem die Unterlage (wohl meist Amylum) des früheren Chlorophyllkornes bleibt und nur das grüne Pigment, welches sich unter Einwirkung von Licht darauf abgelagert hatte, successive sich

durch alle Abstufungen von gelb hindurch in den schliesslich rothgelben Farbstoff umwandelt."

Diese Umwandlung hat er beobachtet bei Solanum capsicastrum, Solanum laciniatum[1]). Nichtsdestoweniger spricht er weiter oben (p. 14) von einer „Neubildung des rothen Farbstoffes, die in einigen Fällen zu geschehen pflegt, wo sich aus dem Protoplasma von Bläschengebilden (?) der rothe Farbstoff in Gestalt einer äusserst feinkörnigen Materie auf die bereits mit einem grünen Pigmente versehenen Amylumkörner niederlagert."

Hier giebt er also zu, was er später verneint.

Herr Dr. Greg. Kraus hat bei Solanum Pseudocapsicum ebenfalls beobachtet, wie der grüne Farbstoff in rothen bei der Fruchtreife übergeht[2]).

Trécul ist der Ansicht, dass der rothe Farbstoff in den Beeren von Solanum Dulcamara L. selbständig durch Neubildung im Protoplasma seiner „vésicules pseudo-nucléaires" entsteht[3]).

Eine selbständige Neubildung des Farbstoffes muss auch ich für Bryonia dioica behaupten.

Da es nun nicht wahrscheinlich ist, dass Kraus sich bei seiner Untersuchung hat täuschen lassen, so muss man annehmen, dass die Bildung des rothen Farbstoffes bei verschiedenen Pflanzen eben eine verschiedene ist.

Ich konnte bei Bryonia dioica nur Folgendes konstatiren:

Bei vollständig grünen Beeren sind die obersten, peripherischen Zellenlagen, die im reifen Zustande der Frucht oft sehr viele und verhältnissmässig grosse Farbkörner enthalten, bis auf den Zellkern vollständig inhaltslos. Auf diese Schicht folgt eine andere, deren Zellen eine beträchtliche Menge Chlorophyllkörner enthalten.

Je centraler nun die Zellen liegen, um so weniger Chlorophyll

---

1) Bei Sol. laciniat. giebt er p. 21 an, dass der Farbstoff, der durch Umwandlung von Chlorophyll entstanden ist, als Träger Amylum hat, und trotzdem fährt er fort: „Schwefelsäure (wohl nur verdünnte) entfärbt schliesslich und nachheriger Zusatz von Jodlösung färbt die bereits farblos gewordenen mattgelb (!) alle anderen grün." Dieses Gelbfärben berechtigt meiner Meinung nach keineswegs, auf Amylum zu schliessen, und andere Reaktionen sind nicht angegeben.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik, VIII, p. 135 ff.

3) Annal. d. scienc. nat, S. IV, T. X, 1858.

führen sie, bis dieses in den innersten Zellenlagen gar nicht mehr beobachtet werden kann.

Wenn die Beeren nun reifen, so werden in den obersten Schichten, die also gar kein Chlorophyll führten, nun einige wenige, schwach gefärbte Körnchen beobachtet, die, in immer grösserer Zahl auftretend, die Färbung der Beere bedingen. Sie haben sich also nicht durch Umwandlung des Chlorophylls gebildet.

In den darunter liegenden Zellschichten, die im unreifen Zustande der Frucht die Chlorophyllkörner führten, sind dieser weniger geworden, und die einzelnen Individuen sind kleiner als die ursprünglichen. Ihre Farbe ist eine gelbe bis bräunlichgelbe; auch zeigen sie Vakuolen, Sichelformen u. s. w.

Die rothen Farbkörner haben sich also hier neugebildet, da sie in Zellen auftreten, die anfangs gar kein Chlorophyll führten. Die Chlorophyllkörner dagegen erklären das Vorhandensein der schon erwähnten gelben Farbkörner bei reifen Beeren in einer Zellschicht, die zwischen denen, die rothe Farbkörner führen, zwischengelagert ist.

Die Chlorophyllkörner entwickeln sich also meiner Ansicht nach hier ebenso wie in gelbwerdenden Laubblättern, indem mit dem Reifen der Frucht ihre Umwandlung in Xantophyllkörner Hand in Hand geht, so zwar, dass bei reifen Beeren die Zellen, die früher grüne Farbkörner führten, jetzt gelbe enthalten, die sich von den übrigen rothen durch ihre eigenthümliche und unvermittelte Farbe und auch durch ihre Lage aufs Deutlichste unterscheiden lassen.

Ihre Anwesenheit ist so auf das Einfachste erklärt, was ungleich schwieriger sein würde, wollte man eine Umwandlung der Chlorophyllkörner in rothe Farbkörner behaupten.

Ich zweifle keineswegs daran, dass eine genauere Untersuchung über die Entwickelung des Farbstoffes bei Bryonia dioica meine Ansichten bestätigen wird.

Mit dieser Pflanze endigen meine Untersuchungen über die eigenthümlichen Erscheinungen, die dem Zerfall dieser Farbkörner vorausgehen und fasse ich deshalb das Resultat derselben noch einmal zusammen, um daran eine Diskussion der Angaben Anderer über diesen Gegenstand zu knüpfen.

Wir haben bei allen bis jetzt besprochenen Pflanzen gesehen,

dass die Entwickelung der Farbkörner keineswegs mit ihrem Auftreten als färbende Elemente in den Pflanzenzellen beendigt ist; vielmehr treten erst von diesem Zeitpunkt an eine Anzahl von Erscheinungen auf, die als Entwickelungs- oder Degradationserscheinungen gedeutet werden müssen.

Ueber das Entstehen der Farbkörner wissen wir bis jetzt noch sehr wenig, und was hierüber von den verschiedenen Forschern angegeben wird, sind mehr oder weniger doch nur Hypothesen, die nicht einmal übereinstimmen.

Bei der grössten Mehrzahl der bisher von mir untersuchten Pflanzen zeigten die Farbkörner, mit Ausnahme der bei Calendula off., Tagetes gland. etc., folgendes Verhalten, nachdem sie sich zu färbenden Elementen entwickelt hatten: In dem ursprünglichen Korne entsteht im Innern ein Hohlraum, der nach einer, seltener zwei Seiten hin sich vorzugsweise vergrössert und so gewissermassen zum Rande fortschreitet, den er an der Stelle, wo er ihn berührt, sprengt.

So entstehen mehr oder weniger regelmässige, gekrümmte Farbstoffgebilde, die sich strecken und so Stäbchen oder Spindeln entstehen lassen, die mit der Zeit in kleinste Körnchen zerfallen.

Bei anderen, den erst ausgenommenen Pflanzen, theilt sich das Farbkorn, indem auch zuerst ein Hohlraum entsteht, von innen nach aussen in sehr kleine, sich stark bewegende Körnchen. An dieser Differenzirung betheiligt sich zuletzt auch die Peripherie des Farbkorns, worauf sehr bald dasselbe in lauter kleine Körnchen zerfällt.

Letzterer Vorgang ist bis dahin noch nirgends erwähnt worden. Ich konnte ihn besonders deutlich bei Calendula offic. beobachten.

Auf den ersten Umbildungsprocess, die Entstehung der Spindeln, ist schon mehrfach hingewiesen worden.

Zuerst beobachtet hat ihn Trécul bei Solanum Pseudocapsicum und sagt darüber Folgendes [1]):

„Quand ces vésicules (er spricht von den Farbkörnern fast immer als von vésicules) sont arrivées à leur complet développement et que la matière colorée est inégalement répartie au pourtour de la vésicule, la membrane (?) se rompt au point resté mince et

---

1) Annal. d. scienc. nat., S. IV, T. X, 1858, p. 155.

incolore; elle se dresse peu a peu et l'on à alors des corps fusiformes plus ou moins grêles, qui présentent quelquefois des granules rouges dans leurs intérieurs, en sorte qu'ils constituent eux-mêmes des vésicules fusiformes. Cette structure vésiculaire se voit surtout parfaitement dans les cellules du fruit du capsicum Pseudocapsicum. Dans les vésicules g g, fig. 30 pl. 5, le protoplasma coloré même avant l'ouverture de la vésicule arrondie, était déjà adhérent aux deux pellicules écartées laissant un espace vide et incolore entre elles. Quand la vésicule arrondie ou mère est restée mince sur deux points opposés, il se fait dans ce cas deux vésicules fusiformes, qui peuvent rester fixées l'une à l'autre par une de leurs extrémités après la rupture d'une des parties amincies." —

So erklärte schon 1858 Trécul die Entstehung der Farbspindeln, wenngleich er es unterlassen hat, seine Ansicht durch Beweise zu unterstützen.

Dies mag der Grund sein, weshalb dieselbe fast fünfzehn Jahre hindurch unbeachtet geblieben ist. Denn erst Kraus macht auf diese Stelle aufmerksam.

Weiss hat, wie schon einmal erwähnt, den Schwerpunkt seiner, von mir oft als der umfangreichsten citirten Arbeit in die eigentliche Entstehung der Farbkörner verlegt; denn nur so ist es zu erklären, dass er, obgleich Treculs Arbeit sonst oft angeführt wird, diese Stelle mit Stillschweigen übergeht und auch diese gewiss merkwürdigen Differenzirungen der Farbkörner nirgends erwähnt oder ihnen wenigstens keine besondere Bedeutung beilegt. Nur so en passant theilt er in der Anmerkung auf Seite 168, Bd. 54, I, mit, dass man „die spindelförmigen Farbkörner ganz gut als spätere Entwickelungsarten der runden betrachten könnte."

Ferner sagt er auf Seite 175 ebendaselbst: „Dass durch das Zerreissen der dünnsten Stelle aus rundlichen Formen spindelförmige, zweispitzige entstehen, kann man ziemlich häufig beobachten und die Mehrzahl derselben bildet sich ganz sicher uuf diese Weise."

Bei welchen Pflanzen man dieses so „häufig" beobachten kann, sagt Weiss nicht.

Keineswegs berechtigt ihn dieser Ausspruch, daraus ein Gesetz zu formuliren, wie es auf Seite 205 geschieht, wo es kurz heisst:

„— die zweispitzigen eigenthümlichen spindelförmigen Gestalten entstehen durch Zerreissen runder Formen an ihrer dünnsten Stelle."

Kraus sagt in seiner schon erwähnten Arbeit Aehnliches, allerdings mit mehr Recht, da er bei Solanum Pseudocapsicum diese Verhältnisse genau beobachtet hat. Auf Seite 137 heisst es:

„Diese ganze Reihe von auf- und nebeneinander vorkommenden Formen von dem einförmigen linsenförmigen Korn bis zur exquisiten Spindel oder Sichel kann nicht anders gedeutet werden, als eine Entwickelungsreihe. Man muss annehmen, dass die letzteren Formen aus den ersteren hervorgehen."

Und weiter unten:

„Begreiflicher Weise lässt sich das Einreissen der Körner nicht oder doch nur selten unmittelbar beobachten; dass aber diese Entstehungsweise dennoch die richtige und allein mögliche ist, wird aus dem Zusammenhalt aller Umstände völlig klar."

Im Uebrigen hat Kraus bei Solanum Pseudocapsicum, was die fertigen Farbkörner anbetrifft, fast genau dieselben Verhältnisse beobachtet, wie ich bei Bryonia dioica.

So fand er die rundlichen massiven Farbkörner von 0,0064 mm Durchmesser im Mittel auf die pheripherischen Zellenlagen beschränkt, darunter die Vakuolenformen und endlich in den centralen Zellenlagen die Spindeln vorwiegend, deren Länge im Durchschnitt 0,016 bis 0,019 mm betrug. Es sind demnach diese Farbkörner nur grösser, als die von mir bei Bryonia untersuchten. Ich fand hier die massiven Farbkörner 0,004 mm breit, diejenigen, die Vacuolen zeigten, 0,005 mm und die Spindeln endlich 0,012 mm lang.

Aber sowohl bei Solanum Pseudoc. als auch bei Bryonia dioica sind die Spindeln fast genau dreimal so lang wie der Durchmesser der massiven Farbkörner, aus denen sie entstanden sind. Es ist auch dies ein Beweis für die Richtigkeit unserer Ansicht, insofern die Kreisperipherie zum Durchmesser in demselben Verhältniss wie 3 : 1 steht.

Weiss giebt p. 168 den Durchmesser der runden Farbkörner bei Geum montanum L. auf 0,004 mm, die Länge der Spindeln auf 0,014 mm (Maximum), ferner p. 171 bei Lilium bulbiferum L. den Durchmesser der runden Farbkörner auf 0,0027 mm, die Länge der gestreckten Formen auf 0,008 mm an. Also auch hier sehen wir

das Verhältniss zwischen Kugel und Spindel dasselbe bleiben. Endlich muss ich noch eine Erklärung der spindelförmigen Farbkörperchen erwähnen, die Hofmeister in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle" auf Seite 377 giebt. Hier heisst es:

„Manche der gelbroth oder gelb gewordenen Chlorophyllkörner zeigen ein auffallend gesteigertes Längen- oder vielmehr Spitzenwachsthum. Die der peripherischen Gewebe von Lycopersicum esculentum sind langgestreckt mit stumpfen oder spitzen, im letzteren Falle oft ungefärbten Enden. Viele (nicht alle) Farbkörperchen der Fruchtwand von Capsicum cerasiforme, Lycium barbarum, Solan. capsicastrum, Asparagus verticillatus, des Arillus von Evonymus europaeus wachsen an einer Stelle oder an zwei gegenüberliegenden Punkten (bei länglichen Körnern an den Enden) oder an drei verschiedenen Orten zu oft sehr lang werdenden Fortsätzen aus; die Körnchen werden spindelförmig oder selbst dreistrahlig. Wenn diese Sprossungen der Körnchen besondere Länge erreichen (wie bei den erwähnten Solanaceen), so bleiben sie farblos."

Das Irrige dieser Ansicht weist schon Kraus nach in so richtiger Weise, dass ich hier seine Worte wiedergebe[1]):

„Während nach unserer Erklärung diese Formen einem eigenthümlichen, meist durch Vakuolenbildung eingeleiteten Zerfallen der Körner, einer Degradation derselben, ihre Entstehung verdanken, wird hier ein „gesteigertes Spitzenwachsthum" Sprossung der Körner angenommen.

„Wie schon bemerkt, ist ein solches Spitzenwachsthum deshalb nicht zulässig, weil bei der Entwickelung durchaus alle Uebergänge von den runden zu den spindeligen Körpern fehlen, die doch sicherlich nicht übersehen werden könnten.

„Es ist aber auch an sich nicht unwahrscheinlich, dass in einem Organ wie in der reifenden Frucht, in dem kein Elementartheil der Zelle mehr Wachsthum, vielmehr nur Zerfall, Degradation zeigt, gerade die Chlorophyllkörner eine so merkwürdige Steigerung ihrer Lebensthätigkeit zeigen sollten; merkwürdig besonders deshalb, weil dieses Wachsthum bei verschiedenen Körnern ein höchst verschiedenes sein müsste: das eine Korn müsste Spitzenwachsthum an zwei Enden,

---

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, 1872, Bd. VIII, p. 144.

das andere an drei oder vier wieder ein anderes tangentales Wachsthum der Peripherie zeigen, damit die bekannten Ringe entstünden u. s. w. — gewiss ein sehr komplizirter und unwahrscheinlicher Vorgang, dem gegenüber die obige Erklärung höchst einfach und natürlich erscheint.“ —

Ich schliesse mich dieser Ansicht vollständig an, sie ist so zutreffend, dass nichts erübrigt hinzuzufügen.

Weiss spricht in seinem Resumé, Bd. 54 p. 205, nur von „protoplasmatischen Fortsätzen, die mehrere Farbkörner verbinden“; ob er aber die Fortsätze der einzelnen Spindeln richtig erkannt hat, bleibt dahingestellt. —

Von ganz eigenthümlicher Beschaffenheit ist der rothe Farbstoff in der Wurzel von

Daucus Carota (Fig. 30).

Hier ist der Rindentheil der Wurzel zusammengesetzt aus grossen, vielseitigen Zellen, die bei farblosem Safte nur wenige rothe Farbkörner enthalten, die eine so eigenthümliche scharfe Begrenzung zeigen und von so regelmässiger Gestalt sind, dass ich sie anfangs für Farbstoffkrystalle zu halten geneigt war, bis ihre Bandform an einigen Exemplaren, die in den Zellen, in welchen sie ihrer bedeutenden Länge wegen nicht Raum fanden, hobelspanartig aufgerollt waren, beobachtet werden konnte. Doch gehören solche Gebilde zu den Seltenheiten. Gewöhnlich liegen in einer Zelle ein, zwei, höchstens sechs solcher blassrothen Farbkörper beisammen. Ihre Form ist, wie schon erwähnt, im Ganzen eine bandförmige, doch ist ihre Grösse, ihre Länge und Breite sehr verschieden.

Bald erscheinen sie als lange, spitze Nadeln von oft bedeutender Länge (0,0726 mm und mehr), bald wie dünne, scharfgekantete Stäbchen; dann wieder wie rhombische oder vielkantige Krystallblättchen; stets waren sie aber äusserst regelmässig umgrenzt.

Ihre Grösse ist, wie schon erwähnt, sehr verschieden; so zeigte das Farbkorn a in Fig. 30 eine Länge von 0,02268 mm und eine Breite von 0,0081 mm; Farbkorn b war 0,0292 mm lang und 0,005 mm breit und ein sehr langes, nadelförmiges Farbkörperchen war sogar 0,073 mm lang. Die Grösse der gekrümmten Gebilde auch nur annäherungsweise anzugeben war nicht möglich.

Neben diesen blassrothen, regelmässig begrenzten Gebilden kommen ab und zu auch noch sehr kleine ebenso oder etwas bräunlicher gefärbte Körnchen vor, die sich meistens zu grösseren Farbstoffkonkrementen zusammensetzen und wahrscheinlich Degradationsprodukte der ersteren sind. — In dem inneren, gelbgefärbten Holztheil finden sich sehr wenige röthliche Farbkörperchen, daneben aber noch sehr kleine gelblichgrüne Körnchen, aber auch nur in solch geringer Menge, dass von einer genaueren Untersuchung Abstand genommen werden musste.

Die Farbkörner des rothen Rindentheils sind nun in heissem Alkohol sehr leicht löslich, in kaltem weniger, denn in diesem verschwanden sie erst nach halbstündiger Einwirkung desselben, doch ohne einen Rückstand zu hinterlassen.

Es sind eben solide Farbkörner, die keinen besonderen Farbstoffträger haben.

Solche Verhältnisse sind äusserst selten, doch konnte ich sie mehrfach beobachten, so dass ich die Aeusserung des Herrn Weiss (Bd. 50, p. 20, Anm.), in der er das Vorkommen irgend eines Pigmentes in soliden Körnern sehr stark bezweifelt, unberechtigt finde.

Concentrirte Schwefelsäure färbt die Farbkörner blau und löst sie auf. Kalilauge und Salpetersäure zerstören den Farbstoff, dagegen wirkt Salzsäure gar nicht auf ihn ein und ebenso nicht Jod.

Ueber eine bestimmte Lagerung der Farbstäbchen ist nichts zu sagen; sowohl im radiären als auch im Längsschnitt finden sie sich neben ihren Degradationsprodukten, jenen krümlichen orangeroth gefärbten Massen.

Da hier bei Daucus Car. zum ersten Male eigentliche Farbkörner, d. h. solche ohne Farbstoffträger, aufs Deutlichste beobachtet werden konnten, so wurde ein Versuch gemacht, den Farbstoff zu isoliren.

Es wurden zu diesem Zwecke zerriebene Mohrrüben, deren Holztheil sorgsam entfernt worden war, mit Alkohol so lange digerirt, bis der grösste Theil des Farbstoffes in Lösung gegangen war.

Der Alkohol war gelb gefärbt, wurde nun filtrirt, mit Wasser versetzt und nun mit Aether ausgeschüttelt, der allen Farbstoff aufnahm und bei seinem Verdunsten an den Wandungen des Gefässes gelbe Oeltröpfchen zurückliess, die sehr bald zu kleinen nadelförmigen

Krystallen erstarrten. Ihre Quantität war leider zu gering, um durch eine chemische Analyse Aufschluss über ihre elementare Zusammensetzung zu geben. Hierzu würden vielleicht 1—2 Scheffel erforderlich sein, welche Menge mir nicht zur Verfügung stand.

Sehr kleine Farbkörner fand ich ferner bei

Arum maculatum.

Hier enthalten die Zellen der brennend rothgefärbten Früchte eine sehr grosse Menge braunroth gefärbter Farbkörner.

Diese sind so klein, dass an ihnen der Bau nicht näher ermittelt werden konnte, so dass ich mich auf chemische Reactionen beschränken musste.

Schwefelsäure färbt sie violett bis schwarzblau, dann schmutzig braungrün und löst den Farbstoff dann auf. Salzsäure färbt die Körner nur dunkler; Jod dunkel blaugrün. Salpetersäure färbt sie erst schmutziggrün und entfärbt dann. Kalilauge lässt sie aufquellen. Auch sie haben einen protoplasmatischen Farbstoffträger; denn die durch Alkohol entfärbten Körner werden durch Jod gebräunt.

Ich wende mich jetzt zu einem in Pflanzenzellen sehr selten ungelöst vorkommenden Farbstoff, dem violetten.

Ich habe ungelösten violetten Farbstoff nur einmal Gelegenheit gehabt zu beobachten.

Hildebrand bemerkt über ihn[1]):

„Die violette Farbe findet sich immer an den Zellsaft gebunden, z. B. bei Viola odorata etc., nur bei Amorpha fructicosa und in den Zellen des Blumenkronenschlundes von Gilia tricolor schwammen in dem violettgefärbten Zellsaft in jeder Zelle je ein dunkler violettes, kugelförmiges Körnchen, bei Gilia tricolor waren deren manchmal auch mehrere kleinere vorhanden; ausserdem fand ich bei einer violettgrauen, rothgestreiften Papaverblüthe in den Zellen je einen dunkel violett gefärbten Kärper mit verschwimmenden Umrissen."

Weiss fügt noch hinzu[2]), dass „als krümliche Masse der violette Farbstoff bei vielen Passiflorabeeren, z. B. bei Passiflora

---

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, III, p. 62.

2) a. a. O. Bd. 54, I, p. 183 ff.

acerifolia vorkommt.“ Ferner hat er unmittelbar unter der Epidermis des Stengels von Convallaria majalis in einer Schicht gestreckter Zellen grössere und kleinere violette Farbstoffkugeln, wohl auch violett gefärbte anders gestaltete Farbstoffkonkrémente vorgefunden.

Auf diese geringe Notizen beschränkt sich unsere Kenntniss dieses Farbstoffes.

Ich fand ihn bei

Thunbergia alata (Fig. 31).

Bei dieser Pflanze ist der tellerartig ausgebreitete Rand der Blüthe durch gelbe Farbkörner gefärbt, während der röhrenförmige Grund der Korolle eine dunkelviolette Färbung zeigt. Diese wird hier bedingt durch dunkel violette, in starker Molekularbewegung begriffene Farbkörner und einem gelösten mehr bläulich scheinenden Farbstoff.

Die ungemein kleinen, sich stark bewegenden Farbkörner sind in den Zellen höchst unregelmässig vertheilt, bald haben sie sich auf einen Punkt zusammengedrängt, wo sie dann oft so dicht bei einanderliegen, dass man starke Vergrösserungen anwenden muss, um sie nicht für eine grosse Farbstoffkugel zu halten. Dann haben sie sich wieder in der ganzen Zelle verbreitet, hier und da grössere Haufen bildend.

Selbst kochender Alkohol entfärbt sie sehr langsam und die zurückbleibenden Kügelchen werden von dem sich zusammenziehenden Protoplasma derartig eingeschlossen, dass man nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob die durch Jod erzielte Bräunung durch die Farbstoffträger allein bedingt wird.

Kalilauge löst die Farbkörner sofort zu einer blauvioletten Flüssigkeit auf, die sehr schnell gebleicht wird. Concentrirte Schwefelsäure färbt den Saft roth und löst mit derselben Farbe die Körner auf. Jod färbt sie grünlich gelbbraun.

Näheres liess sich an den Farbkörnern ihrer Kleinheit wegen nicht beobachten. Fast möchte ich aber behaupten, dass es solide Farbkugeln sind ohne jeden Farbstoffträger.

Nicht viel mehr als von violetten Farbstoffkörnern ist uns von blauen bekannt. Ueber sie giebt Weiss (Bd. 54, p. 202) folgende Angabe:

„Der blaue Farbstoff von Blumenblättern und Früchten tritt fast immer gelöst auf. Die Fälle, wo man ihn bisher ungelöst kannte, sind sehr selten. Am längsten ist er bei Strelitzia reginae bekannt, Trécul giebt ihn bei Atropa belladonna und Solanum guineese, Hildebrand bei Tillandsia amoena an. Unger endlich macht genauer auf die blauen Farbstoffkugeln in den Zellen reifer Passiflorabeeren aufmerksam. Krümlichen, ultramarin- oder indigoblauen Farbstoff fand ich bei Passiflora acerifolia und Passiflora alata, ähnlich den strahligen Konkrementen, die man häufig in den Zellen der reifen Frucht von Solanum nigrum findet. Eine ganz eigenthümliche Gestaltung von ungelöstem blauen Farbstoff fand ich in der Blüthe verschiedener Delphinium-Arten.“

Bei Delphinium elatum hat Weiss ihn in Form von zierlichen feinstrahligen Federchen beobachtet. Ich selbst konnte blauen ungelösten Farbstoff bei zwei Pflanzen beobachten.

Delphinium tricolor (Fig. 32).

In der Blüthe dieser Pflanze herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit von färbenden Säften in den einzelnen Zellen, indem einige hellblauen Saft enthalten, andere dunkelblauen, wieder andere hellvioletten, dann solche Zellen, die dunkelvioletten führen, kurz, es kommen fast alle Schattirungen von hellblau bis dunkelviolett vor. Die Spitzen der Blumenblätter, die sich schon äusserlich durch ihre dunkelgraue Färbung auszeichnen, enthalten in ihren Zellen graubraunen Saft und zuweilen auch eine ebenso gefärbte bräunliche Masse.

In der Mitte der Blumenblätter kann man nun in den einzelnen Zellen sehr oft äusserst kleine blaue Farbkörner beobachten, deren Durchmesser noch nicht 0,00056 mm beträgt. Sie sind immer nur in sehr geringer Menge in den einzelnen Zellen vorhanden und liegen dann zusammen. Hierdurch wird ihre Beobachtung etwas erleichtert und so kann man denn wahrnehmen, wie sie nicht nur in starker Molekularbewegung sind, sondern auch ihre Stelle in der Zelle beständig wechseln, indem sie sich langsam von einem Ende der Zelle zum andern begeben.

Diese Körnchen sind sowohl in den Zellen, die den so ver-

schieden gefärbten Saft enthalten, als auch in solchen, in denen kein gelöster Farbstoff sich vorfindet, vorhanden. An ihnen kann man selbst mit den stärksten Vergrösserungen keine Einzelheiten beobachten; sie erscheinen als massive Körner ohne jede Vacuole und sind von kugelrunder Gestalt.

Salpetersäure färbt den Saft roth und löst mit derselben Farbe die Farbkörner auf; ebenso wirkt Schwefel- und Salpetersäure. Der Kalilauge widerstehen sie längere Zeit, zerfallen darauf und werden mit grüner Farbe gelöst. Jod färbt sie nicht, sondern wirkt auf sie zerstörend. Kochender Alkohol löst sie langsam aber vollständig auf. Es sind somit Farbkörner in eigentlicher Bedeutung.

In manchen Zellen findet sich nur blaugefärbtes krümliches Protoplasma.

Bei einer verwandten Art, Delphinium consolida, beobachtete ich in den stark papillösen Zellen einen zähflüssigen, blaugefärbten Saft, der die Zellen nur theilweise erfüllt. Diejenigen Stellen, an denen man ihn besonders häufig beobachten kann, zeichnen sich schon äusserlich durch eine dunklere Färbung als die der Umgebung aus.

Endlich konnte ich ungelösten blauen Farbstoff beobachten in den Früchten von

Viburnum Tinus L. (Fig. 33).

Dieselben enthalten in der äussersten peripherischen Zellenschicht eine dunkelblaue körnige Masse, während die darunter liegenden Zellen nur Chlorophyllkörner und einen blassrothen Saft enthalten, der die Wandungen der darüberliegenden Zellen blassroth gefärbt erscheinen lässt.

Diese unregelmässig geformten, tiefblauen Massen werden schon von Wasser angegriffen. Bei längerem Liegen in Wasser kann man ein allmähliches Erblassen derselben vom Rande aus nach dem Innern der Substanz zu beobachten. Doch gelang es nicht, sie vollständig zu entfärben. Auch mit Alkohol musste längere Zeit gekocht werden, um den Farbstoff vollständig zu entfernen. Es blieb aber schliesslich eine farblose, krümlich aussehende Masse zurück, die durch Jodlösung gebräunt wurde, also wiederum Protoplasma ist. Liess man zur ursprünglichen, blaugefärbten Masse Jodlösung hinzu-

treten, so wirkte hierbei zunächst der Alkohol auflösend auf den blauen Farbstoff ein, welche Lösung nun von dem Jod rothbraun gefärbt wird. Concentrirte Schwefelsäure löst den Farbstoff auf mit orangerother Farbe.

Aehnlich wirken die anderen Säuren. Kalilauge löst den Farbstoff gleichfalls auf, zuerst zu einem blauen Saft, der bald schön smaragdgrün gefärbt wird, dann aber allmählich erbleicht.

Es erübrigen jetzt noch einige Worte über den grünen Farbstoff, der in fester Form am häufigsten von allen anderen vorkommt, gelöst dagegen ausserordentlich selten angetroffen wird.

Hildebrand führt auf Seite 66 seiner Arbeit als einzige Ausnahme die grünblühende Varietät von Medicago sativa an; Weiss fand ihn in den Haaren von Goldfusia glommerata, wo er nach ihm die Endzelle häufig erfüllen soll.

Doch meint er selbst schon, dass man hier mit verbesserten Mikroskopen auch körnige Farbstoffe finden dürfte.

Ich wende mich jetzt zum letzten in Pflanzenzellen beobachteten Farbstoffe, dem braunen. Hildebrand erwähnt in der Anmerkung p. 66 sein Vorkommen als Farbkorn und Farbspindel bei Neottia nidus avis, gelöst in den Blumenblättern von Delphinium-Arten, wie auch ich schon angegeben habe, und in denen von Vicia Faba.

Besonders aber habe ich ihn bei Seetangen beobachtet.

Fucus vesiculosus.

Dieser Tang zeigt am unteren Stammende eine dunkle, etwas ins Grünliche gehende Färbung, die mehr nach oben ins Rothbraune übergeht.

Erstere rührt von Chlorophyllkörnern (Fig. 34) her, die in ziemlicher Menge in den sonst leeren Zellen sich vorfinden. Doch finden sich auch Stellen, an denen die Zellen viele Schleimkörner neben wenig Chlorophyll enthalten.

Diese Theile machen sich durch eine hellere grünere Färbung schon äusserlich bemerkbar.

In den mehr bräunlich gefärbten Aesten finden sich nun viel kleinere Zellen, die zum Theil farblosen Inhalts, zum Theil dunkel

braune Farbkörner enthalten. Doch liegt gewöhnlich in jeder Zelle nur ein Farbkorn (Fig. 35).

Diese schon an und für sich sporadisch auftretenden Körner nehmen von der Peripherie nach dem Innern zu immer mehr ab, und je seltener sie werden, um so häufiger findet sich Chlorophyll.

Die braunen Farbkörner, die als völlig kompakte Massen in den Zellen liegen, haben einen Durchmesser von 0,0081 mm der Breite nach und von 0,0129 mm der Länge nach. Ihr Pigment ist in Wasser viel leichter löslich als in Alkohol. Anhaltendes Kochen mit Alkohol bewirkte nur ein schwaches Erblassen der Farbkörner, während beim Kochen mit Wasser die Pflanzentheile sehr bald eine grüne Färbung annahmen, und das Wasser selbst intensiv rothbraun gefärbt wurde. Es war der braune Farbstoff in Lösung gegangen und dadurch war das vorhandene Chorophyll mehr zur Geltung gekommen. Der Träger des Farbstoffes, kleine farblose Körner, wurde durch Jod stark gebräunt und auch von Salpetersäure gelbgefärbt.

Concentrirte Schwefelsäure entfärbte die Farbkörner, wie auch ihren wässerigen Auszug; doch trat bei letzterem die Färbung wieder ein, wenn die Säure neutralisirt wurde.

Salpetersäure und Salzsäure zeigen dieselbe Wirkung. Kalilauge färbte nur dunkler. Der wässerige Auszug des Farbstoffes zeigte eine sehr schwache Fluorescens von roth in blau.

Ein anderer Tang, der auch als Fuc. vesic. bestimmt wurde, sich aber durch dunklere Färbung und das Fehlen der Schwimmblasen auszeichnete, zeigte fast dieselben Verhältnisse. In den peripherischen Zellschichten fanden sich in den einzelnen Zellen viele kleine Körnchen von grünlich brauner Farbe (Fig. 36). Nach der Mitte zu werden die Körner grösser, dafür ihre Zhhl geringer. es tritt eine Verschmelzung der einzelnen Individuen zu grösseren Farbstoffkonkrementen ein (Fig. 37).

Ihre Grösse wechselt von 0,016—0,0388 mm Durchmesser. Die innersten Zellen sind lang gestreckt und enthalten Farbkörner, die sich der Form der Zelle angepasst haben.

Kalter Alkohol wirkt fast gar nicht auf die Farbkörner, kochender nur auf die kleineren, die grossen braunen wurden nicht ver-

ändert. Beim Kochen mit Wasser ging ein brauner Farbstoff in Lösung, welche auch schwach fluorescirte. Doch war nach dem Kochen, das so lange fortpesetzt wurde, bis nichts mehr gelöst wurde, eine Veränderung der grösseren Farbkörner nicht zu beobachten. Um diese zu entfärben, wurde mit Salpetersäure gekocht, worauf der Farbstoffträger durch sein Braunwerden sich bei hinzutretendem Jod als Protoplasma erkennen liess. Schwefelsäure und Kalilauge wirken ebenso wie bei Fucus vesiculosus.

Auch hier wird der wässerige Farbstoffauszug durch Säuren gebleicht, ohne dabei den Farbstoff selbst zu zerstören, denn Basen riefen ihn wieder hervor.

Endlich wurde noch untersucht

Furcellaria fastigiata, Hudson,

die mit den beiden obigen zusammengefunden worden war.

Auch hier finden sich Chlorophyll- und braune Farbkörner (Fig. 40), letztere aber in bedeutend grösserer Anzahl, als bei den eben beschriebenen Pflanzen. Der braune Farbstoff, der wieder in Wasser löslich ist, ist auch hier an Protoplasma gebunden, wie durch Jodreaktion konstatirt wurde. Die am intensivsten gefärbten Körner liegen in der Peripherie, die nach der Mitte liegenden, werden immer blasser, bis im centralen Stammtheil nur ungefärbte Körner die Zellen erfüllen (Fig. 38).

Unter den peripherischen, nur mit braunen Farbkörnern angefüllten Zellen finden sich mehrere Lagen, in denen die Zellen bald diese Körner bald Chlorophyll enthalten, das die Zellwandungen der obersten Schicht im Präparate grün erscheinen lässt (Fig. 39).

Die braunen Farbkörner haben eine mittlere Grösse von 0,0097 mm im Durchmesser, verlieren beim Behandeln mit den meisten Reagentien (H_2SO_4, HKO und HNO_3) schnell ihre Farbe. Widerstandsfähiger zeigt sich der Farbstoff der Salzsäure und selbst freiem Chlor gegenüber.

Stets nehmen aber die Schnitte hierbei eine grünliche Färbung an, indem das bis dahin verdeckte Chlorophyll zur Geltung kommt.

Das Verhältniss, in dem das Chlorophyll zu den Farbkörnern steht, konnte bei diesen letzten drei Pflanzen nicht ermittelt werden. Fast scheint es so, als wenn die braunen Farbkörner durch Umbildung der Chlorophyllkörner entstanden sind, doch bleibt es späteren Untersuchungen überlassen, dies Dunkel zu lichten.

Hervorheben will ich nur noch, dass die Chlorophyllkörner als Farbstoffträger auch Protoplasma haben. Denn nach dem Entfärben derselben mit Alkohol blieben farblose Kügelchen zurück, die von Jod gebräunt wurden.

Die Zellhaut und das Gesetz der Zelltheilungsfolge von Melosira (Orthosira Thwaites) arenaria Moore.

Von

Otto Müller.

Hierzu Taf. XIV—XVIII.

---

1. Beziehungen zur Zweischaligkeit und Auxosporenbildung.

Von allen namhaften Autoren wird ohne Vorbehalt anerkannt, dass die vegetative Vermehrung der Bacillariaceen dem Gesetze der Zweitheilung unterliege; keiner derselben aber spricht sich darüber aus, wie weit oder wie eng dieser Begriff zu fassen sei. Mannigfache Folgerungen jedoch lassen keinen Zweifel darüber, dass das Wort „Zweitheilung" im Sinne der Autoren keine zu enge Begrenzung erfahren darf. Dasselbe soll nicht nur ausdrücken, dass eine Mutterzelle gleichzeitig stets zwei, nie mehr nie weniger, Tochterzellen erzeugt, sondern auch, dass jede Zelle unter normalen Verhältnissen berufen ist sich ununterbrochen in gedachter Weise zu vermehren; dafür spricht schon der häufige Hinweis auf die ungeheure Nachkommenschaft und deren Berechnung nach dem Binomialtheorem[1 u. 2]). Damit aber ist der Begriff nicht erschöpft; das Schema

---

1) Tomaschek, Paul. Ueber das Entwickelungsgesetz der Diatomaceen. Bot. Zeit. 1873 p. 274, 275.

2) Pfitzer in Schenk's Handbuch, Bd. II, p. 435.

der Zelltheilungsfolge, welches E. Pfitzer aufstellt[1]), setzt auch stillschweigend den gleichzeitigen Beginn und gleiche Zeitdauer der Theilungsvorgänge aller Zellen derselben Generation, ununterbrochene simultane Zweitheilung, voraus. Jede Unregelmässigkeit würde andere Gruppirung der Zellen im Faden zur Folge haben.

Eine strenge Durchführung des Gesetzes in infinitum wird von vornherein nicht unterstellt werden dürfen, die Wahrscheinlichkeit häufiger Abweichungen oder vielleicht unbekannter gesetzmässiger Beschränkungen, liegt vielmehr in der Natur der Sache.

Soviel mir bekannt, sind über diesen Gegenstand Special-Untersuchungen nicht vorhanden, das zu den gewöhnlichsten Erscheinungen gehörende Vorkommen von Zellenpaaren einzeln lebender sowohl, als im Fadenverbande verbleibender Arten, hat vielleicht diese Verallgemeinerung des Gesetzes veranlasst.

Manche fadenbildende Arten, deren Zellkörper durch die Beschaffenheit der äusseren Umrisse der Schalen und die seitlichen Begrenzungen der Gürtelbänder die regelmässige Zusammensetzung des Fadens aus Zwillungszellen ohne weiteres erkennen lässt, bei welchen z. B. am Rande des Fadens immer eine durch die übereinandergreifenden Gürtelbänder geschlossene Einkerbung mit einer offnen abwechselt[2]), werden in der That dem Gesetze der simultanen Zweitheilung folgen; wo dagegen die Gruppirung der Zellen zu Zellenpaaren aus den Conturen des Fadens nicht unmittelbar ersichtlich ist, darf der Geltungsbereich jenes Gesetzes nicht implicite angenommen werden, noch weniger aber kann dies, meines Erachtens, bei einzeln lebenden Arten geschehen, deren Zellen sich vor erneuter Theilung trennen.

Nachdem Pfitzer[3]) die Zweischaligkeit der Zellhaut und deren Unfähigkeit zu continuirlichem Längenwachsthum, als besondere Kennzeichen der Auxosporeen aufgestellt und über die Beziehungen

1) Pfitzer, E. Bau und Entwickelung der Bacillariaceen, Bonn 1871. p. 22, p. 100 ff. und Taf. 6 Fig. 4. Derselbe in Schenk's Handbuch der Botanik, Breslau 1882, Bd. II. p. 431 ff.

2) Pfitzer, l. c. p. 129.

3) l. c. p. 21 ff., 39, 153 ff. Derselbe in Schenk's Handbuch, Bd. II. p. 444.

dieser Eigenschaften zur Sporenbildung lichtvolle Schlussfolgerungen gezogen, erscheint das verhältnissmässig seltene[1]) Vorkommen der Auxosporen immerhin auffallend. Fasst man die Consequenzen des Gesetzes der Zweitheilung ins Auge, so dürfte man vielmehr ein häufiges Auffinden von Auxosporen erwarten.

Nach Pfitzer's Ausführungen[2]) erreichen im allgemeinen die Auxosporen die doppelte Länge ihrer Mutterzellen; die Länge der Bacillariaceen variirt grossentheils von a bis $2\,a$, wenn a den Längendurchmesser der kleinsten Zelle einer Art ausdrückt, doch kommen in einigen Fällen auch grössere Schwankungen, 3, 4 bis $10\,a$ vor. Bezeichnet γ den Dickendurchmesser der Gürtelbandmembran, so beträgt, nach der geltenden Annahme, das Maass der Verkleinerung, welche eine der beiden Tochterzellen bei jeder Theilung erfährt, $2\,\gamma$; die kleinste Zelle der $n$ten Generation ist mithin um $2\,n\,\gamma$ kleiner als die Urmutterzelle[3]). Wird die Grenze $2, 3 \ldots a - a = 2\,n\,\gamma$ überschritten, dann müsste nach oben citirtem Gesetz im allgemeinen Auxosporenbildung eintreten. Die Anzahl der Theilungen, welche dazu erforderlich sind, ist $n = \frac{2,\,3 \ldots a - a}{2\,\gamma}$, je grösser also a und je kleiner γ, desto mehr Theilungen sind nothwendig und es müssten daher Formen mit grossem Längendurchmesser ipso facto geringere Neigung zur Auxosporenbildung zeigen, als solche mit kleinem. Dazu kommt, dass der Dickendurchmesser der Gürtelbandmembran dem Längendurchmesser der Zelle keineswegs proportional ist, im Gegentheil besitzen lange Formen oft sehr dünne, kurze, relativ dickere Gürtelbänder, und es wird daher das Herabsinken der Länge der Zelle von $2\,a$ auf a bei verschiedenen Arten nach einer sehr verschiedenen Anzahl Theilungen erfolgen; in allen Fällen aber kann man versichert sein, dass dazu der Werth von n,

1) Schmitz, F. Auxosporenbildung der Bacillariaceen. Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle, 1877, Juni. Sep.-Abdr p. 2.

2) l. c. p. 1̈6.

3) Ich bin der Meinung, dass dieses Maass in vielen Fällen als zu gering sich erweist; wo nämlich die Anlage der jungen Schalen innerhalb eines von doppelter Gürtelbandmembran umschlossenen Raumtheiles der Zelle erfolgt und die jungen Schalen der umschliessenden Gürtelbandmembran nicht unmittelbar anliegen, ist dieser Werth $4\,\gamma$ und mehr (s. p. 255, 256).

die Zahl der vorangangenen Theilungen, ein bemerkenswerth grosser sein muss.

Nun gilt zwar der Satz, dass die Grösse der Species bis zur unteren Längengrenze herabsinken müsse bevor Auxosporenbildung eintritt, nicht ausnahmslos; bei Formen mit grosser Variation bilden auch grössere Zellen entsprechend grössere Auxosporen und bei einzelnen Bacillariaceen erzeugen Zellen sehr verschiedener Grösse Auxosporen, die ihnen einigermaassen proportional sind[1]). Dennoch bleibt der charakteristische Zug der Sporenbildung, dass aus kleinen Zellen erheblich grössere entstehen, und allen verschiedenen Formen der Sporenbildung gemeinsam ist der erhebliche Grössenunterschied zwischen den die Sporen erzeugenden letzten Zellen der alten Generation und den in der Spore entstehenden Erstlingen einer neuen Entwickelungsreihe[2 u. 3]). Auch auf diese Fälle werden daher die vorstehenden Ausführungen anwendbar sein.

Melosira arenaria z. B. hat eine Variation von 3,25 $a : \alpha$, $\alpha = 40\ \mu$ (s. p. 246), γ soll zu 0,6 μ und das Verkleinerungsmaass aus den p. 255, 256 mitgetheilten Gründen zu $5\ \gamma$, also $3\ \mu$, angenommen werden. Würde die ganze Variationsschwankung durchlaufen, so ist $n = 30$; wenn aber, mit Rücksicht auf die Grösse der Variation, bereits Zellen von 65 μ Auxosporen bilden sollten, dann beträgt $n = 22$; viele andere Arten aber dürften sicher ungleiche höhere Werthe für n ergeben.

P. Tomaschek[4]) hat bereits darauf hingewiesen, dass bei dem Gesetze der Zweitheilung die Zahl der Zellen verschiedener Ordnungen absteigender Grösse der $n$ten Generation durch die Coefficienten der Binomialreihe bestimmt ist. Bei höheren Werthen von n müssen die Theilungen daher unter anderen allemal auch sehr bedeutende Mengen von Zellen liefern, deren Länge jener Grenze 2, 3 . . . $a - \alpha = 2\ n\ \gamma$ ausserordentlich nahe steht und jede neue Theilung dieser Zellen müsste gewaltige Mengen Tochterzellen produciren, welche nun ihrerseits Auxosporen erzeugten.

---

1) Pfitzer, l. c. p. 160, 161.
2) Pfitzer in Schenk's Handbuch Bd. II. p. 436.
3) Schmitz, l. c. p. 2.
4) l. c. p. 275.

Nehmen wir in dem Beispiel von Melosira arenaria den gewiss sehr niedrig gegriffenen Werth $n = 22$ an. Würde Melosira arenaria dem Gesetze ununterbrochener simultaner Zweitheilung folgen und würden alle Zellen, deren Längendurchmesser von 130 μ auf 65 μ herabgesunken, Mutterzellen von Auxosporen, dann müssten erzeugt werden:

nach	22 Theilungen =		1	Auxospore,
-	23 -		23	Auxosporen,
-	24 -		276	-
-	25 -		2 300	-
-	26 -		14 950	-
-	27 -		80 730	-
	u. s. f.			
-	43 -	ca.	1 052 100 000 000	-

Wenn daher die Auxosporenbildung in der Entwickelungsreihe der Bacillariaceen-Zelle auch verhältnissmässig spät auftritt, wenn auch im allgemeinen zahlreiche Generationen vorangehen, bevor die Bedingungen der Uebergangsgeneration gegeben sind[1]), so muss die Production von Auxosporen alsdann doch um so massenhafter erfolgen.

Die Thatsache, dass Auxosporen so viel seltener beobachtet werden als man nach jenen Voraussetzungen zu erwarten berechtigt ist, lässt bereits darauf schliessen, dass unbekannte Ursachen die Bedingungen ihrer Entwickelung beeinflussen, soweit diese mit dem Herabsinken der Grösse in Verbindung gebracht werden darf. Vielleicht, sogar wahrscheinlich, wirken mannigfache Ursachen auf das Gesetz der Zweitheilung modificirend ein, vielleicht folgen verschiedene Arten den verschiedensten Gesetzen, welche sich kaum je unserer Kenntniss erschliessen werden, weil die Bedingungen ihrer Erforschung zu ungünstige sind. Der tiefere Einblick in eine dieser präsumtiven Mannigfaltigkeiten, welche, wie ich glaube, mit einiger Sicherheit constatirt werden kann, die handgreiflich zur Production relativ grosser Tochterzellen, zur Verrückung der Grenze $2, 3 \ldots \alpha - \alpha = 2\, n\, \gamma$ in weite Ferne führt, dürfte, selbst wenn ihr Nachweis

1) Schmitz, l. c. p. 9.

nur für eine oder wenige Arten gelingen sollte, aus den angeführten Gründen wohl einiges Interesse beanspruchen.

Diese Modificationen bestehen in regel- und gesetzmässigen Verzögerungen der Theilungsdauer morphologisch bestimmter Zellindividuen.

Die Vermuthung, dass die Entwickelung der Bacillariaceen nicht ausnahmslos dem Gesetze der simultanen Zweitheilung unterstellt sei, drängte sich mir zuerst bei Gelegenheit einer Untersuchung der anatomischen Verhältnisse in der Gattung Terpsinoë auf[1]). Ich fand hier Drillingsgruppen deren Begrenzung durch je eine freie Schale den unmittelbaren Beweis lieferten, dass sie nicht durch Abtrennung von einer aus simultaner Zweitheilung entstandenen grösseren Zellgruppe isolirt sein konnten, und die Häufigkeit ihres Vorkommens schloss den Zufall von vornherein aus.

Unter freier Schale $= f$ sei im Folgenden stets die grössere, nicht von Gürtelbandmembran bedeckte, der beiden Schalen einer Zelle verstanden, unter umschlossener $= u$ die kleinere, von der Gürtelbandhälfte der grösseren eingeschlossene Schale derselben Zelle. In den schem. Fig. 1—4, Taf. 15, bezeichnen die blauen Linien den Querschnitt von Schalen, die rothen den von Gürtelbandhälften, die Exponenten α, β, γ die Ordnungen absteigender Grösse, die Stellenzahlen 1, 2 die Reihe der zeitigen Aufeinanderfolge der Elemente f und u. f^{α} und u^{α} bedeuten daher die Schalen der Urmutterzelle; u_2^{α} ist eine umschlossene Schale von der Grösse der Schale u der Urmutterzelle, welche in der zweiten Theilung entstanden ist.

Durch Theilung der Mutterzelle $f^{\alpha}\ u^{\alpha}$, Fig. 1, entsteht die Zwillingsgruppe $f^{\alpha}\ u_1^{\alpha}\ u_1^{\beta}\ f^{\beta}$, Fig. 2. Fortgesetzte Zweitheilung derselben erzeugt die Vierlingsgruppe $f^{\alpha}\ u_2^{\alpha}\ u_2^{\beta}\ f_1^{\beta}\ f_1^{\gamma}\ u_2^{\gamma}\ u_2^{\beta}\ f^{\beta}$, Fig. 4, deren Anordnung und Grössenverhältnisse die einzig möglichen sind, welche eine nach dem Gesetze simultaner Zweitheilung entstandene Vierlingsgruppe aufweisen kann. Mag nun die erste oder die letzte der Zellen dieser Gruppe abgelöst werden, immer

1) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde. Berlin 1881. p. 3 ff.

verbleibt eine Drillingsgruppe, deren erste oder letzte Schale eine umschlossene ist, *fuuffu* oder *uffuuf*. Theilt sich aber in dem Zwilling die grössere Tochterzelle $f^{\alpha}\ u^{\alpha}$ der Urmutterzelle, während die kleinere $u_2^{\beta}\ f^{\beta}$ ungetheilt bleibt, dann entsteht eine Drillingsgruppe von der Form $f^{\alpha}\ u_2^{\alpha}\ u_2^{\beta}\ f_1^{\beta}\ u_1^{\beta}\ f^{\beta}$. Drillingsgruppen von der Form *fuufuf* oder *fufuuf*, welche durch zwei freie Schalen begrenzt werden, müssen daher unbedingt selbständige organische Bildungen sein, sie stammen von einem Zwillinge, dessen eine Zelle sich wiederholt theilte, während die andere ungetheilt blieb.

Ich hielt mich daher zu dem Schlusse berechtigt, dass es sich bei jenen Terpsinoë-Drillingen um ein gesetzmässiges Verhalten handele, welches der simultanen Zweitheilung nicht mehr entspricht.

Diese Beobachtung veranlasste mich zu weiteren Nachforschungen an solchen Bacillariaceen, deren Zellen in grösserer Zahl im Fadenverbande zu verbleiben pflegen, in der Hoffnung, den Stammbaum des Fadens zu ermitteln. Solche Untersuchungen werden aber nur dann Aussicht auf Erfolg bieten, wenn

1. die Aufeinanderfolge der freien und der umschlossenen Schalen, *f* und *u*, im Faden richtig erkannt, aus diesen Elementen eine Fadenformel gebildet, und
2. in den Zwillingsgruppen die grössere von der kleineren Tochterzelle sicher unterschieden werden kann.

Die Kenntniss dieser Factoren lässt in der That einen Schluss auf die zeitliche Aufeinanderfolge der Zellen desselben Fadens und damit auf dessen Stammbaum zu, wie im letzten Abschnitt näher entwickelt werden wird. Diese Vorbedingungen aber sind der Untersuchung keineswegs günstig, nur in dem einen Falle, Melosira arenaria, habe ich bisher beide zugleich erfüllt gefunden.

Bei Melosira arenaria zeichnet sich die grössere Tochterzelle in den Zwillingsgruppen des Fadens durch einen Verdickungsring am Gürtelbandrande der Schale aus, welcher der kleineren Tochterzelle mangelt; die anatomischen Details werden im zweiten, und die Gründe dafür, dass jene in der That die grössere Zelle sein muss, im dritten Abschnitt erörtert werden. Die Ueberlagerung des Gürtel-

bandes ist optisch nachweisbar und gestattet die Aufstellung einer Fadenformel, in welcher das den Elementen *f* und *u* zugefügte Zeichen – das Vorhandensein jenes Verdickungsringes, das Zeichen o dessen Fehlen anzeigt, speciell also das der Schale *u* zugefügte Zeichen – die grössere, o die kleinere Tochterzelle ihrer Specialmutterzellen kenntlich macht. Die Rückführung zahlreicher mikroskopisch bestimmter vielgliedriger Fadenfragmente auf vorangegangene Theilungszustände liess ein fest begrenztes Gesetz erkennen, dessen Schematismus auf Taf. 16 in Form eines regelmässig aus der Urmutterzelle $\underline{f}\underline{u}$ entwickelten Fadens siebenter Theilung dargestellt ist.

Das bezügliche Gesetz lautet:

Die grössere Tochterzelle der *n*ten theilt sich in der folgenden Theilungsperiode, der $n + 1$ten, die kleinere Tochterzelle dagegen regelmässig erst in der zweitfolgenden, $n + 2$ten Theilungsperiode.

Der Wortlaut dieses Gesetzes lässt dessen tief eingreifende Wirkung nicht unmittelbar erkennen, erst die nähere Betrachtung giebt überraschende Aufschlüsse über die mächtige Hemmung, welche es der fortschreitenden Verkleinerung der Zellen entgegenstellt.

Im wesentlichen handelt es sich bei diesem Gesetze um eine Differenz der Theilungsdauer; während die grössere der beiden Tochterzellen in einem gegebenen Zeitabschnitt ihre Theilung vollendet, gebraucht die kleinere den doppelten Zeitraum. Bei der Theilung der Mutterzelle dürfte das Plasma in zwei ungleichwerthige Hälften zerfallen; derjenige Theil, welcher der grösseren Tochterzelle einverleibt wird, scheint quantitativ reichlicher und mit einer grösseren vitalen Energie versehen zu sein, als der andere Theil; es ist sogar noch ein Plus zur Anlegung des Verdickungsringes vorhanden, welcher der kleineren Tochterzelle mangelt, und die dadurch eben morphologisch als solche erkennbar wird.

Dieses Ueberspringen einer Generation beschränkt die Vermehrung gerade der kleineren Zellen und die regelmässige Wiederholung des Vorganges bei der Theilung jeder einzelnen Zelle potenzirt den Ausfall mit fortschreitender Theilung immer mehr zu Gunsten der grösseren. Bei der simultanen Zweitheilung erfolgt die Ver-

mehrung nach Potenzen von zwei, bei unserem Gesetze dagegen nach Maassgabe einer recurrenten Reihe, in welcher jedes Glied die Summe der beiden vorangehenden Glieder ist, s. p. 264, Nr. 14.

Die folgende Zusammenstellung der Produkte der ersten zwölf Theilungen in beiden Fällen zeigt schon das enorme Zurückbleiben der vegativen Vermehrung, welche unser Gesetz zur Folge hat.

Theil.:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	
	2.	4.	8.	16.	32.	64.	128.	256.	512.	1024.	2048.	4096	Zell.
	2.	3.	5.	8.	13.	21.	34.	55.	89.	144.	233.	377	Zell.

Gleiche Dauer der einzelnen Theilungsvorgänge vorausgesetzt, würde eine Zelle in successiver simultaner Zweitheilung nach 18 Theilungen bereits 262 144 Nachkommen in demselben Zeitraum producirt haben, in welchem nach unserem Gesetze nur 6764 erzeugt wären, etwa der 39ste Theil jener Zahl. Vorher aber wurde bereits darauf hingewiesen, dass der Werth $n = 18$ in Hinblick auf die Auxosporenbildung jedenfalls ein viel zu kleiner ist, die Differenzen wachsen daher bei höherem Werthe von n nahezu bis zum Verschwinden der nach unserem Gesetze erzeugten Zellenzahl, gegenüber der durch simultane Zweitheilung erzeugten.

Noch eigenthümlicher aber erscheinen die Wirkungen unseres Gesetzes, wenn man die Zahlen der Zellen vergleicht, welche den verschiedenen Ordnungen absteigender Grösse: α, β, γ, δ . . . . in beiden Fällen zukommen (s. dritter Abschnitt p. 2×1). Ich setze die Componenten der 18ten Theilung in ihren absoluten und den procentischen Werthen hierher:

Ordnungen:	α	β	γ	δ	ε	ζ	η	ϑ
Anzahl:	1.	18.	153.	816.	3060.	8568.	18564.	31824.
Procent:	0,00038	0,0069	0,058	0,31	1,2	3,3	7,1	12,1
Anzahl:	1.	18.	136.	560.	1365.	2002.	1716.	792.
Procent:	0,015	0,27	2,0	8,3	20,0	29,6	25,4	11,7

Ordnungen:	ι	$\varkappa$	λ	μ	ν	o	π	ϱ
Anzahl:	43758.	48620.	43758.	31824.	18564.	8568.	3060.	816.
Procent:	16,7	18,3	16,7	12,1	7,1	3,3	1,2	0,31
Anzahl:	165.	10.	0	0	0	0	0	0
Procent:	2,4	0,15						

Ordnungen:	σ	τ	φ		
Anzahl:	153.	18.	1.	=	262 144 Zellen.
Procent:	0,058	0,0069	0,00038		
Anzahl:	0	0	0	=	6 765 Zellen.

Nahezu die Hälfte aller Ordnungen, welche nach dem Gesetze simultaner Zweitheilung gebildet werden, und zwar diejenigen geringster Grösse mit imposanten Ziffern, entfällt unter der Herrschaft unseres Gesetzes gänzlich und bei der verbleibenden Hälfte der grösseren Ordnungen sprechen die Procentzahlen augenfällig zu Gunsten der Production grosser Zellen.

Die Auxosporenbildung von Melosira arenaria ist von Fr. Schmitz [1]) beobachtet worden; die Details sind aber leider noch nicht veröffentlicht. Die Auxosporen der Melosireen entstehen auf ungeschlechtlichem Wege durch einfache Verjüngung [2]); während aber in in der Gattung Melosira die Theilungsebenen von Mutterzelle und Auxospore parallel liegen, kreuzen sich diese Ebenen in der Gattung Orthosira rechtwinklig und die Auxosporen entwickeln sich freier, von Gallertmasse umgeben, zwischen den Schalen der Mutterzelle [3]). Da Fr. Schmitz bei Gelegenheit seiner Mittheilung über die Auxosporen unserer Art dieselbe ausdrücklich als Orthosira bezeichnet, so ist anzunehmen, dass sie diesem Gesetze folgt.

In dem Beispiele von Melosira arenaria wurde angenommen, dass die Zellen der Ordnung ψ (der 22sten Ordnung absteigender Grösse) Auxosporen erzeugen, s. p. 235. Nach unserem Gesetze erscheint die Ordnung ψ mit einer Zelle erst nach 43 Theilungen, s. 282. Wir sahen aber, dass unter dem Gesetze simultaner Zweitheilung in 43 Theilungen bereits 1 052 100 000 000 Auxosporen gebildet werden müssten, denen jene eine gegenübersteht.

Die Wirkung ist daher eine durchgreifende; dieselbe dürfte aber vielleicht noch gesteigert werden können durch die Verluste, welche ungünstige Einwirkungen der regelmässigen Entwickelung sicherlich in beiden Fällen zufügen. Ungemessene Mengen von Individuen werden stets zu Grunde gehen, und zwar unterliegen die

---

1) l. c. p. 4.

2) Schmitz, l. c. p. 2, 3, 7 und Pfitzer in Schenk's Handb. Bd. II. p. 441.

3) Pfitzer, l. c. p. 134. Derselbe in Schenk's Handb. Bd. II. p. 440.

Zellen den hierauf einwirkenden Ursachen, ob sie nun dem einen oder dem anderen Gesetze ihre Entstehung verdanken. Treffen die schädlichen Einflüsse jedoch sehr bedeutende Mengen von Individuen, welche schon durch ihre räumliche Ausdehnung sich unter günstigeren Vorbedingungen befinden, so liegt es immerhin im Bereiche der Wahrscheinlichkeit, dass ihnen ceteris partibus ein relativ grösseres Quantum entgeht, als wenn die Zahl derselben dem gegenüber eine auf engem Raum beschränkte, verschwindend kleine ist. Auch dieser Umstand dürfte also das seltene Auftreten der Auxosporen unter der Herrschaft unseres Gesetzes plausibel erscheinen lassen.

Zuletzt möchte ich darauf hinweisen, dass ein eingehendes Studium der scheinbaren Unregelmässigkeiten vielleicht zu weiteren Gesichtspunkten führt. Die meisten beobachteten Fadenfragmente weichen von dem Schema des regelmässig entwickelten Fadens mehr oder weniger ab. Zwischengeschobene oder mangelnde Glieder lassen erkennen, dass in früheren Theilungsperioden ungesetzmässige Theilungen stattgefunden oder gesetzmässige unterblieben. Bei genügender Zellenzahl lässt sich in vielen Fällen diejenige Zelle ermitteln, welche in einer der vorangenenen Theilungsperioden den Anlass dazu gab; Taf. 18 zeigt die Formel und den Stammbaum eines derartigen Fragmentes. Sofern nun, nach Analogie anderer Algen, gewisse Zellen nur eine begrenzte Anzahl Theilungen eingehen, würde der Ausfall von Gliedern zu einer gesetzmässigen Erscheinung werden, welche unter Umständen das Hauptgesetz wesentlich zu modificiren im Stande wäre. Aller Wahrscheinlichkeit nach bestehen ähnliche Modificationen in der That. Das auf Taf. 18 dargestellte Fragment weist einen Ausfall von Gliedern an drei Stellen nach und die Rückwärtsconstruction lässt erkennen, dass die 8te Zelle jeder Theilungsperiode gesetzwidrig die folgenden Perioden übersprungen hat. Diese Beobachtung steht keineswegs vereinzelt und ich vermuthe deshalb, dass die Untersuchung, besonders von Fäden geringen Durchmessers welche der Auxosporenbildung näher stehen, und die Rückführung der mangelnden Glieder auf den Ursprung des Defects, werthvolle Thatsachen ergeben würden; vgl. auch Abschnitt 4.

Der Mangel genügenden, namentlich lebenden, Materials gestattete mir nicht nach den Grenzen der Zellenzahl lebender Fäden zu forschen. Ich vermuthe, dass diese Zahl keineswegs eine unbe-

grenzte ist, dass die Fäden bestimmte Längen niemals überschreiten. Ob mechanische Einwirkungen den Zusammenhang der Zellen lockern, ob vielleicht andere Ursachen dazu mitwirken, muss unentschieden bleiben. Immerhin ist die Thatsache auffallend, dass relativ viele Fragmente von Fäden verschiedenen Durchmessers gefunden werden, welche den Beginn eines aus der Zelle $\underline{fu}$ sich entwickelnden Fadens darstellen. Man darf vielleicht daran denken, dass die Zellen dieser Form länger lebens- und theilungsfähig bleiben: liegen sie zwischen abgestorbenen Zellen ihrer Umgebung, dann genügt wohl schon der durch lebhaftes Flottiren bewirkte Zug um die Gürtelbänder der toten Zellen voneinandergleiten zu lassen und somit die lebenden zu isoliren, welche dann zu Mutterzellen neuer Fäden werden.

Bei den angestellten Betrachtungen wurde die Dauer einer Theilungsperiode unter beiden Gesetzen als gleich angenommen, nur unter dieser Voraussetzung sind dieselben richtig. Wenn auch unser Gesetz die Aufeinanderfolge gleicher vegetativer Reihengenerationen erheblich vermehrt und deren Unterbrechung durch eine Uebergangsgeneration in weite Ferne rückt, so ist die Erzeugung gleich grosser Mengen von Auxosporen wie unter dem Gesetze simultaner Zweitheilung, wenn nicht anderweite Einwirkungen wie die oben angedeuteten hemmend entgegentreten, doch nur eine Frage der Zeit. Würde unser Gesetz auf die Dauer einer Theilungsperiode kürzend einwirken, so sind die Schlüsse hinfällig, die Differenzen müssten verschwinden. Im dritten Abschnitt wird erörtert, dass unter beiden Gesetzen mit wachsendem n die Zellenzahl jeder Ordnung absteigender Grösse nach derselben Ordnung der figurirten Zahlen zunimmt, s. p. 280ff., diese setzen aber bei beiden Gesetzen in verschiedenen Perioden ein. So würde in dem Beispiel von Melosira arenaria die Zahl der Auxosporen im Falle simultaner Zweitheilung von der 22sten, im Falle unseres Gesetzes von der 43sten Theilung anfangend, in beiden Fällen aber alsdann gleichmässig nach der Reihe der 22sten Ordnung figurirter Zahlen fortschreiten.

Für die Wahrscheinlichkeit, dass die Dauer der Gesammtheit aller physiologischen Vorgänge, welche unter den Begriff der Thei-

lung fallen, von den in Frage stehenden Gesetzen beeinflusst werde, liegt aber keinerlei Grund vor.

Alles in Allem kann man die den Faden zusammensetzenden Individuen nicht mehr als völlig gleichwerthig ansehen, wie bei denjenigen Arten, welche dem Gesetze simultaner Zweitheilung unterworfen sind; nicht sowohl ihre Form, als auch der vegetative Vorgang der Theilung zeigt gewisse Unterschiede, welche sich zu einer bestimmten Gesammtwirkung potenziren. Diese steht, allem Anscheine nach, in engem Zusammenhange mit anderweiten Lebenserscheinungen (Auxosporen), deren Ursprung wiederum in dem der Gruppe eigenthümlichen morphologischen Aufbau des Zellkörpers (Zweischaligkeit) gesucht werden muss. Die Elemente des Fadens dokumentiren daher eine gewisse Zusammengehörigkeit, welche verbietet den Faden lediglich als eine Colonie einzelliger Organismen zu betrachten, es zeigen sich vielmehr die ersten Anfänge morphologischer und biologischer Differenzirung. —

Aehnliche Gruppirungen, Drillings- und Zwillingsgruppen abwechselnd, finden sich bei Melosira Borrerii und Melosira nummuloides; ein Merkmal für die Unterscheidung der kleineren Tochterzellen ist aber nicht vorhanden.

Pfitzer[1]) macht schon darauf aufmerksam, dass die Länge der Gürtelbänder bei Melosira Borrerii eigenthümliche Erscheinungen veranlasst. Ich glaube, dass nicht sowohl die Länge der Gürtelbänder, als vielmehr die Gruppirung der Zellen diese Erscheinungen hervorruft. Wo im Verlaufe der Randbegrenzungen bei Melosira Borrerii zwei aufeinanderfolgende Einkerbungen durch Gürtelbandmembran geschlossen sind, Taf. 15, Fig. 9aa, oder wo bei Melosira nummuloides eine völlig geschlossene neben einer halb geschlossenen sich befindet, Fig. 8aa, ist eine Drillingsgruppe vorhanden. Bei Melosira nummuloides sind die Gürtelbänder kürzer und die Gürtelbandhälfte der Drillingszelle erreicht daher die freie Schale der Mittelzelle des Drillings nicht ganz, bei Melosira Borrerii dagegen wird dieselbe noch theilweise bedeckt.

---

1) l. c. p. 129.

Bei beiden Arten sind Drillingsgruppen sehr häufig; ich habe aber nicht entscheiden können, ob die Anordnung derselben unserem Gesetze folgt oder nicht, weil die Länge der zur Untersuchung vorliegenden Fäden nicht ausreichte und der Mangel eines Merkmals zur Unterscheidung der kleineren Tochterzelle die Rückwärtsconstruction und die Erkenntniss von Unregelmässigkeiten verhinderte. — Andere Melosireen, subflexilis, crenulata, Jürgensii, moniliformis, Roeseana, bedürfen genauerer Untersuchung.

Das häufige Vorkommen von Drillingsgruppen in der Gattung Terpsinoë ist bereits erwähnt worden. Ich konnte dasselbe bei den Arten musica und americana feststellen, doch bedarf es dazu eines nicht mit Säuren behandelten Materials. Die Zellindividuen von Terpsinoë musica sind zu Zick-Zack-Ketten verbunden; die Glieder der Kette bestehen aus einer, höchstens aus zwei Zellen, während bei Terpsinoë americana oft auch drei noch mit der ganzen Oberfläche der Schalen zusammenhängende Zellen ein Glied bilden. Leider stand mir nur getrocknetes Material zur Verfügung, aus dem nur Ketten von geringer Gliederzahl isolirt werden konnten, welche das Gesetz nicht deutlich erkennen liessen. Weitere Forschungen an Faden-, sowie Zick-Zack-Ketten-bildende Arten sind daher wünschenswerth.

---

2. Die Zellhaut von Melosira arenaria Moore.

Melosira arenaria lebt in süssen Gewässern Europas, nach Rabenhorst[1]) besonders in feuchten Mergelgruben. Die Zellen sind zu mehr oder weniger langen, cylindrischen, etwas gekrümmten Fäden verbunden. Smith[2]) und neuestens Van Heurck[3]) geben

1) Rabenhorst, L. Flora Algarum. Leipzig 1864. Bd I, p. 43.

2) Smith, W. Synopsis of British Diatomaceae. London 1856. Bd. II. Pl. LII.

3) Van Heurck, H. Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers 1882. Pl. XC.

instructive Abbildungen. Der Breiten- bezw. Längendurchmesser der Zellen ist nach

Kützing[1]) 41—87 μ.
Smith[2]) 66—130 μ.
Rabenhorst 115 μ.
Schumann[3]) 39—61 μ.

Meine Messungen ergaben 47—95 μ. Die bisher beobachtete Variation beträgt daher 40—130 μ oder 3,25 $a : a$.

Die Höhe der Zellen ist dem Längendurchmesser nicht proportional,

der Länge	von	95 μ	entsprach	eine	Höhe	von	29 μ
-	-	68 μ	-	-	-	-	25 μ
-	-	59 μ	-	-	-	-	24 μ
-	-	51 μ	-	-	-	-	23 μ
-	-	47 μ	-	-	-	-	21 μ

Die cylindrische Gestalt der Fäden erschwert die Beobachtung. Für das Studium der Oberflächenstructur eignen sich stark brechende Medien, wie Monobromnaphtalin oder Anisöl etc.; die seitlichen Begrenzungen des Fadens dagegen müssen in schwächer brechenden Medien beobachtet werden, welche die so störenden Randschatten des Objects vortheilhaft aufhellen. Ich arbeitete anfänglich mit Collodium, später, auf Anregung des Herrn C. Günther, mit Olivenöl, welches Medium ich behufs Erkennung der Fadenbegrenzung warm empfehlen kann.

Die Schale von Melosira arenaria ist ein kurzer, auf einer Seite (Schalenseite der Zelle) durch einen wenig gewölbten Deckel (Discus) geschlossener Hohlcylinder mit kreisrundem Querschnitt, Taf. 14, Fig. 14, 15. Auf dem Discus befindet sich eine äusserst seichte centrale Depression, welche sich bis etwa zum Beginn der radialen Falten ausbreitet; zwischen den Deckeln zweier Nachbarschalen muss hier also ein sehr schmaler linsenförmiger Raum bleiben.

---

4) Kützing, F. T. Die kieselschaligen Bacillarien. Nordhausen 1865. Zweiter Abdr. p. 55.

5) l. c. p. 59.

6) Schumann, J. Diatomeen der Hohen Tatra. Wien 1867. p. 81.

Die Membran des Discus geht mit scharfer Biegung und gleichzeitig unter erheblicher Verstärkung in die Membran des Mantels *a*, über. Wahrscheinlich besteht die Zellwand aus zwei Lamellen, welche nur im Centrum des Discus völlig verwachsen sind.

In der Peripherie desselben bildet die äussere Lamelle, Fig. 11, zahlreiche, radial gestellte Falten bezw. Fasern, *c*, Fig. 10—15, welche in centrifugaler Richtung nicht nur an Breite, sondern auch an Höhe zunehmen, Fig 11 und 15; das zarte, weil niedrig verlaufende, centrische Ende derselben ist oft gabelig getheilt, Fig. 10. Im Centrum finden sich kleine flache Grübchen von regelmässiger, Fig. 10, oder auch unregelmässiger Gestalt, oder sehr zarte, kurze, zierlich gebogene Fältelungen, Fig. 11, 12.

Bei hoher Einstellung auf die Gürtelbandseite der Zelle erscheinen diese Falten in der Nähe der Mediane im optischen Durchschnitt als fingerförmige Hervorragungen, *c*, Fig. 6, 7, welche beim Senken des Tubus an Höhe verlieren; je mehr seitlich, desto undeutlicher wird das Bild, weil, wegen ihrer radialen Stellung, die Falten oder Fasern nunmehr schiefwinklig zu ihrer Längsachse geschnitten werden und die Bilder mehrerer Durchschnite über einander liegen; trifft die optische Ebene die Ebene des Durchmessers, dann wird der Querschnitt zum Längsschnitt, Fig. 15, *c*.

Die nebeneinander liegenden Deckelplatten zweier Zellen, welche bei der Theilung gleichzeitig entstehen, passen ihre Falten einander an, dergestalt, dass das Faltensystem der einen als Matrize der anderen betrachtet werden kann. Stellung und Verlauf, Breiten- und Tiefendimensionen der Falten entsprechen sich gegenseitig, nur ist bei den einen erhaben, was bei den anderen hohl ist. Die einzelnen Zellen sind dadurch sehr fest aneinandergefügt, Fig. 2, *c*, Mitteltheil der Figur, und so erklärt sich leicht, dass nur selten, selbst nach mechanischer Einwirkung auf die Fäden, wirklich isolirte Zellen gefunden werden; meistens gleiten die Gürtelbänder von einander, während die beiden benachbarten Schalen zweier Zellen verbunden bleiben. Lagern nun solche, gleichsam aus zwei unpaaren Hälften zusammengesetzten Zellreste auf der Schalenseite, so erblickt man die Faltensysteme der beiden sich berührenden Membranen gleichzeitig und es muss der Eindruck einer sehr dicht gestellten, undeutlichen, radialen Streifung entstehen, da auch die wenngleich

äusserst engen, so doch immer vorhandenen, auf allen optischen Durchschnitten deutlich wahrnehmbaren Spalten zwischen den Falten im Bilde ihren Ausdruck finden. So ist die Abbildung aufzufassen, welche Van Heurck[1]) von der Schalenseite giebt, sie bezieht sich auf zwei vorhandene Deckelplatten.

Die Membran des Schalen-Mantels ist ungleich dicker als die des Discus, durchschnittlich etwa 2,6 μ; ihr Längsschnitt ähnelt der Form eines mit der Spitze dem Zelllumen zugekehrten Stiefels, Fig. 15. Die Oberfläche, ausgenommen ein schmaler Streifen unmittelbar unter der Kante des Discus, bezw. den dort endenden Falten, und ein ähnlicher am Gürtelbandrande der Schale, Fig. 3, ist mit Areolen bedeckt, welche alternirende geradlinige Reihen bilden, Fig. 16. Schumann zählte $29^1/_2$ Querriefen und 41 unter 45^0 geneigte Punktreihen auf $^1/_{100}$"; die Entfernung der schiefen Reihen von einander beträgt danach 0,55 μ, der Abstand der geraden Querreihen 0,76 μ. Meine Messungen der ersteren ergaben im Durchschnitt 0,57 μ, sie stimmen also mit Schumann überein; dagegen beträgt die Neigung der schiefen Reihen nicht 45^0, sondern, soweit ich dies bei dem Mangel eines Goniometers feststellen konnte, weniger, etwa 40^0, da die schiefen Streifen sich unter einem Winkel von etwa 80^0 schneiden, wobei jedoch nicht ausser Betracht zu lassen ist, dass sie etwas gebogen und unregelmässig verlaufen. Wenn nach Dippel[2]) die Entfernung der Punktreihen von Pleurosigma balticum zu 0,74 μ, von Pleurosigma angulatum zu 0,46 μ anzunehmen ist, dann steht die Feinheit der Streifung zwischen jenen beiden Probeobjekten; sie würde der weniger bekannten Grammatophora serpentina, 0,55 μ entsprechen.

Ich vermuthe, dass der feinere Bau der Mantel-Membran ein ähnlicher ist wie bei den Pleurosigmen, d. h. zwischen zwei Lamellen befindet sich ein System von Netzleisten, welche kleine Hohlräume umschliessen, wie Flögel zuerst bei Pleurosigma[3]) nachwies

---

1) l. c. Pl. XC, Fig. 2.

2) Dippel, L. Das Mikroskop. Braunschweig, 1867. Bd. I. p. 134, 135.

3) Flögel, J. H. L., in Archiv f. mikr. Anat. von Max Schultze. Bonn 1870, Bd. VI, p. 472 ff.

und ich bei Triceratium [1]) unter Bezugnahme auf Pleurosigma näher beschrieb. Schon das eigenthümliche Farbenspiel, welches die Zellen, ähnlich den Pleurosigmen, zeigen, wenn sie in Medien beobachtet werden, deren Brechungsindex von dem der Zellwandsubstanz wesentlich abweicht, wie in Luft (minus), Monobromnaphtalin, Anisöl (plus), deutet auf die Aehnlichkeit des feineren Baues. Deutliche Beugungsspectra werden an zwei Stellen zur Seite der Längsachse bei Einstellung auf den optischen Durchschnitt des Fadens sichtbar, Fig. 1. Die Farbe im durchfallenden Licht ist ein sehr lichtes Braun, im reflectirten, weiss.

Der Winkel, unter dem die Reihen der Areolen sich schneiden, bedingt aber jedenfalls eine andere Configuration der Netzleisten bezw. Kammerwände, als bei Pleurosigma angulatum und Triceratium Favus. Die Construction mit zwei schiefen Reihen, welche sich unter 80° schneiden und deren gegenseitiger Abstand zum gegenseitigen Abstande der Querreihen sich etwa wie 3 : 4 verhält, wie die oben mitgetheilten Riefenzahlen vorschreiben, ergiebt Hohlräume mit achteckiger Grundfläche, Fig. 16. Diese Achtecke sind in Richtung des Längendurchmessers gestreckt, was mit der Beobachtung der Areolen bei starken Vergrösserungen zu stimmen scheint. Die Netzleisten müssen unter diesen Verhältnissen an den Kreuzungskanten verdickt angenommen werden.

Für das Vorhandensein eines Systems von Hohlräumen findet man überdies an Bruchstücken der Mantelmembran directe Beweise. Bei Fragmenten verläuft häufig die Bruchkante der äusseren Lamelle anders, als die der inneren, Fig. 4, 5, und das abgebrochene Stück legt die Netzleisten auf dem verbliebenen Stück *a'* der anderen Lamelle frei, die Areolen erscheinen darauf in derselben Anordnung wie auf der Oberfläche der unverletzten Membran; die Conturen der Bruchkanten sind deutlich gezackt.

Meiner Vermuthung nach communiciren die Hohlräume wie bei Triceratium, Pleurosigma, durch freie Oeffnungen in der zarten äusseren Lamelle mit dem umgebenden Wasser, während die innere,

---

1) Müller, Otto, in Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv. Leipzig 1871, p. 619 ff., im Auszuge bei Pfitzer, E., Bacillariaceen, in Schenk's Handbuch, Bd. II. p. 415 ff.

ebenfalls zarte Lamelle, den Zellraum abschliesst. Die Hohlräume selbst würden sich als langgestreckte, die Mantelmembran senkrecht zur Fläche durchsetzende Porenkanäle von 2,6 μ Länge, 0,76 μ Höhe und 0,56 μ Breite ausweisen.

Die Schalen desselben Fadens sind nicht gleichartig gebaut. Eine Hälfte derselben zeichnet sich vor der andern durch eine eigenthümliche Verdickung des Gürtelbandrandes aus; die Ungleichheit betrifft aber nicht nothwendig die Schalen derselben Zelle. Die Verdickungszone, welche der äusseren Membranlamelle aufliegt, schneidet in etwa $^1/_3$ der Höhe des Cylindermantels mit einer deutlichen Grenzlinie ab, welche mithin als Querlinie erscheint, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 14 bei *b*.

In Olivenöl zeigt der optische Durchschnitt, dass ein schmaler oberer Streifen dieser Randverdickung nicht mit der Mantelmembran verwachsen ist, sondern als eine scharfe Schneide den Mantel umgiebt, Fig. 14, die äussere Contur der Zelle erscheint an dieser Stelle daher nicht rechtwinklig, sondern spitzwinklig gebrochen, Fig. 15. Aber auch die Verwachsung des unteren Theiles kann keine innige sein, da der Verdickungsrand unter Umständen einen besonderen Bruch eingeht, wie die Fragmente Fig. 3, 4, 5 beweisen; eine reale Spalte, welche ringförmig um den Mantel verläuft, ist jedoch nur an einer schmalen Zone des oberen Randes wahrnehmbar. Das in Fig. 3 über den Bruch der Mantelmembran vorragende Stück *b'* der Verdickungszone zeigte dieselbe Areolirung wie die Membran, die Bruchkante an der linken Seite war deutlich gezackt; der Bau des Verdickungsringes stimmt daher mit dem jener Membran überein.

Wenn dieser Verdickungsring an b e i d e n Schalen derselben Zelle vorhanden ist oder b e i d e n mangelt, dann ist Melosira arenaria in Bezug auf die Theilungsebene bilateral symmetrisch gebaut; wenn dagegen die Randverdickung nur an e i n e r der beiden Schalen auftritt, so ist die Zelle zwar bilateral, aber asymmetrisch gebaut.

Die untere, zur Mantelmembran rechtwinklig stehende Fläche des Gürtelbandrandes der Schale ist kreisrund; der Durchmesser dieser ringförmigen Fläche beträgt 3—3,6 μ; ähnlich dem Discus

ist sie mit kleinen Falten oder Leisten besetzt, welche hier als radial verlaufende Querleisten erscheinen, Fig. 9. Von der Gürtelbandseite aus gesehen, projiciren sich die Querleisten am Rande der Schale in Form kurzer Zähnchen, Fig. 4, 5, *d*.

Dieser Fläche ist das Gürtelband mittelbar angefügt; die Stärke desselben ist aber sehr viel geringer als die der Schalenmembran, ich schätze den Durchmesser zu 0,6 μ. Von cylindrischer Form, biegt dieses zarte Membranstück am Rande (Schalenrand des Gürtelbandes) rechtwinklig nach innen um Fig. 14, 15, *g*; das dadurch entstehende ringförmige Flächenstück ist ebenfalls radial gefurcht und auch diese Falten erscheinen daher am Rande in ihrer Projection als Zähnchen, Fig. 8, *g*. Bei sorgfältiger Einstellung auf die Oberfläche kann man das Ineinandergreifen der Zähne der Ränder der Schale und des Gürtelbandes deutlich wahrnehmen, Fig. 2, 3, *dg*. So erklären sich die beiden transversalen Punktreihen aller Autoren, welche Smith und Van Heurck, ersterer Fig. 334 *a'* und *d*, offenbar in unrichtiger Auffassung abbilden.

Liegt die Zelle auf der Deckelfläche, den Rand mit angefügtem Gürtelbande nach oben gekehrt, so gelingt es auch, bei Verwendung des vollen Lichtkegels des Abbe'schen Condensors und möglichst centrischer Spiegelstellung, welche zweckmässig durch die freie Oeffnung des Objectivs regulirt wird, das Bild der Fig. 9 zu erhalten. An der Peripherie bemerkt man doppelte Conturen; der durch dieselben begrenzte helle Kreis ist durch zahlreiche runde Punkte rosenkranzartig gegliedert. Diese Punkte befinden sich stets zwischen den Enden zweier Leisten des Schalenrandes, und von ihnen ausgehend dringen zarte Linien in die Zwischenräume jener Leisten. Das Bild ist also analog dem oben beschriebenen, welches bei Betrachtung zweier verbundener Deckelplatten von der Schalenseite der Zelle zu Stande kommt. Der periphere helle Kreis ist die Projection des Gürtelband-Mantels an der Umbiegungsstelle *g*, dessen Durchmesser um ein geringes grösser als der Schalendurchmesser ist. Die dunkeln Punkte entsprechen der Projection der dickeren Membranstreifen *f*, Fig. 8, zwischen den sogleich zu betrachtenden Längsfurchen *f'* des cylindrischen Mantels; diese dickeren Streifen gehen auf den umgebogenen Rand *g* des Gürtelbandes als Leisten (Wellen-

berge der Falten) über und letztere liegen zwischen den Leisten des Schalenrandes.

Die den Wellenthälern entsprechenden Rinnen dagegen setzen sich auf dem Mantel des Gürtelbandes in Form seichter Längsfurchen fort, *f'*, welche in Richtung zum freien Rande immer zarter werden und schon in beträchtlicher Entfernung von demselben enden; bei schief einfallendem Lichte vermag man allerdings diese Längsfalten noch weiter zu verfolgen. Mit Systemen homogener Immersion erkennt man ausserdem zwei äusserst zarte Streifensysteme sich kreuzender Linien, welche die ganze Gürtelbandmembran bedecken; die Auflösung dieser Streifen kommt der Lösung sehr schwieriger Probeobjecte gleich.

Beim Durchmustern von Präparaten findet man in der Regel nur Gürtelbandfragmente, welche die Länge einer Schalenhöhe besitzen, Fig. 3, *e*. Die Länge des vollständigen Gürtelbandes ist aber grösser, etwa $1^2/_3$ der Schalenhöhe; bei einer Höhe der Schale von 13 μ war die Gürtelbandlänge 21 μ. In dem Fragment Fig. 2 bemerkt man bei *e'* je ein Ansatzstück, welches durch eine zarte Naht mit dem oberen Theile des Gürtelbandes verbunden ist. Diese Naht deutet auf eine Pause im Wachsthum des Gürtelbandes.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass die ruhenden Zellen (nicht in Theilung befindlichen) des Fadens nur **eine** Gürtelbandhälfte besitzen, die umschliessende; die Bildung der zweiten, der umschlossenen, muss als ein die Theilung begleitender Akt betrachtet werden, so auch Pfitzer[1]) bei Melosira varians. Ich habe das gleiche Verhalten bei vielen anderen Bacillariaceen constatiren können, z B. bei Terpsinoë. Ein gänzliches Unterbleiben der Ausbildung einer Gürtelbandhälfte scheint übrigens bei der Auxosporenbildung mehrfach vorzukommen[2 u. 3]). Mit der räumlichen Ausdehnung des Protoplasma und dem dadurch bedingten passiven Heraustreten der eingeschlossenen Schale aus der Umfassung der präexistirenden Gürtelbandhälfte beginnt an dem bis dahin freien Rande der eingeschlossenen Schale die Ausscheidung

1) l. c. p 129.
2) Schmitz, Fr, l. c p. 3, 4
3) Pfitzer, l. c. p. 63. Derselbe in Schenk's Handb. Bd. II. p. 440.

der neuen Gürtelbandhälfte. Nachdem das junge Gürtelbandstück die Länge einer Schalenhöhe erreicht hat, tritt wahrscheinlich jene Wachsthumspause ein, obgleich das Austreten der umschlossenen Schale fortdauert, bis der freie Raum zwischen den auseinandergewichenen Schalen die Breite der doppelten Höhe einer Schale erreicht hat Das erneute Wachsthum des freien Randes des umschlossenen Gürtelbandstückes beginnt erst wieder nachdem die jungen Schalen in der Theilungsebene angelegt sind; dasselbe hält dann so lange an, bis der wachsende Gürtelbandrand auf Widerstand stösst, welchen er, wie eine Betrachtung der schematischen Figur 5 Taf. 15 ergiebt, an dem oberen Rande der Verdickungszone der nächstfolgenden abgewendeten jungen Schale findet. Solchem Widerstande aber muss der wachsende Rand der umschlossenen Gürtelbandhälfte nothwendig begegnen, weil eine der beiden jungen Schalen, wie im dritten Abschnitt näher erörtert wird, stets am Rande verdickt ist, und zwar immer die der Wachsthumsrichtung des freien Gürtelbandrandes abgewendete.

Diese Schlüsse ziehe ich aus den Bildern, welche die seitlichen Begrenzungen der Fäden darbieten, Taf. 15, Fig. 6 und 7. Wäre das untere Gürtelbandstück vor Bildung der jungen Schalen vorhanden, so müsste es, ebenso wie das obere Stück, die Länge einer Schalenhöhe besitzen und auch die Verdickungszone der folgenden abgewendeten Schale umschliessen. Das aber ist ohne Zweifel nicht der Fall; das untere Gürtelbandstück *e'* hat nur die Länge einer Schalenhöhe minus Verdickungszone und stösst unmittelbar auf den Rand derselben, wie auch das von der Fläche gesehene, in Figur 2 Taf. 14 dargestellte Fragment beweist und noch des Näheren erörtert werden wird.

Im ersten Abschnitt wurde die Aufstellung einer Fadenformel, welche die Aufeinanderfolge der freien und umschlossenen Schalen im Faden ausdrückt, als erste Bedingung zur Ermittelung des Stammbaumes gefordert. Nach Schilderung des anatomischen Baues der Zellhaut kann nunmehr jener Forderung genügt werden.

Als umschlossen = *u* wurde die kleinere Schale einer Zelle bezeichnet, welche von der Membran der Gürtelbandhälfte der zugehörigen grösseren Schale derselben Zelle eingeschlossen wird; die

grössere dagegen, mit der umschliessenden Gürtelbandhälfte, als frei = *f*; vgl. die schematischen Figuren auf Taf. 15.

Zunächst muss daher die Ueberlagerung der kleinen Schale durch Gürtelmembran im mikroskopischen Bilde nachgewiesen werden. Dieser Nachweis gelingt sowohl in dem Oberflächenbilde des Fadens, durch Aufsuchen der oben beschriebenen Längsfurchen auf dem Gürtelbandmantel, Taf. 14, Fig. 8, als auch in dem Bilde der seitlichen Fadenbegrenzungen.

Die Untersuchung der Oberfläche muss in stark brechenden Medien oder in Luft geschehen. Die zarten Längsfalten des oberen Gürtelbandabschnittes bedecken bei höchster Einstellung auf die Schalenoberfläche, ausgehend von dem gezahnten Gürtelbandrande der freien Schale, die Areolen der darunter befindlichen Mantelfläche der eingeschlossenen Schale, Taf. 14, Fig. 1, 2 und enden etwa in halber Höhe dieser Schale. Die Richtung ihres Verlaufs, vom Schalenrande des Gürtelbandes nach dem freien Rande, Fig. 2, 3, 14, *f*, weist daher auf die Lage des letzteren und lässt, wo sie deutlich erkannt wird, über die richtige Bezeichnung der betreffenden Schale in der Formel keinen Zweifel. Unter Umständen aber ist die Erkennung und die Feststellung des Verlaufes dieser Längsfalten äusserst schwierig, auch die sorgfältigste Einstellung und Beleuchtung führt nicht zum Ziele.

Der in Fig. 1 dargestellte fünfzellige Faden ergiebt nach der Stellung der Längsfurchen die Formel *fuufuffuuf*. Zur Vervollständigung dieser Formel ist aber noch die Constatirung des Vorhandenseins (Zeichen –) oder Mangels (Zeichen o) des Verdickungsringes erforderlich. Dieser Verdickungsring wird an der Querlinie erkannt, welche der obere, dem Schalendeckel zugewendete, Rand desselben auf dem cylindrischen Mantel der Schale markirt, Fig. 2, 3, 4, *b*. Indess begegnen hierbei mannigfache Täuschungen, welche die Richtigkeit der Fadenformel leicht beeinträchtigen. Nicht nur die gesuchte Randverdickung hat eine solche Querlinie zur Folge, sondern unter Umständen verursachen auch die freien Gürtelbandränder ähnliche Querstriche, welche dann irrthümlich als einer Randverdickung zugehörig angenommen werden. Für die richtige Auffassung der in Rede stehenden Verhältnisse ist daher das Stu-

dium der seitlichen Begrenzungen in schwach brechenden Medien (Olivenöl) unentbehrlich.

Der in Olivenöl eingelegte Faden ergiebt mit gut definirenden Systemen, womöglich homogener Immersion, einen brauchbareren optischen Durchschnitt als man seiner körperlichen Natur nach voraussetzen sollte.

An den mit *a* bezeichneten Stellen der Fig. 6 Taf. 15 stehen die freien Ränder zweier Gürtelbandhälften einander gegenüber; entweder erreichen sie sich nicht ganz oder sie decken sich eine kurze Strecke. In beiden Fällen müssen auf der Oberfläche Querlinien erscheinen, welche, falls diese über Schalen verlaufen welche thatsächlich keine Randverdickung besitzen, Anlass zu dem oben erwähnten Irrthum geben. Nur die sorgfältige Betrachtung des Durchschnittes der Schalenmembran kann den richtigen Sachverhalt feststellen; die seitliche Contur derselben muss, wie bereits früher erwähnt wurde, spitzwinklig gebrochen sein, falls eine Randverdickung besteht. Die Pseudo-Querlinien sind übrigens auch häufig durch schiefen Verlauf unterscheidbar.

In ausgezeichneter Weise zeigen ferner die seitlichen Fadenconturen das Auswachsen der Gürtelbänder bis ihnen durch Widerstand Halt geboten wird, Fig. 6, *c* und 7. Ein solches Auswachsen ist die Regel und der freie Gürtelbandrand berührt in der That den oberen Rand des Verdickungsringes unmittelbar, so, dass ich lange Zeit über den Sachverhalt in Zweifel gewesen bin. Der Eindruck, dass das Gürtelband mit der Randverdickung der folgenden abgewendeten Schale verwachsen ist, drängt sich auch bei näherer Betrachtung immer wieder auf. Wenn man indessen den vollen Lichtkegel des Abbe'schen Condensors, nach Entfernung der Blendungsscheibe, einwirken lässt, dann kann man sich in jedem einzelnen Falle mit genügender Sicherheit davon überzeugen, dass zwischen beiden Rändern eine ausserordentlich enge Lücke vorhanden ist, viel enger, als in der Zeichnung darzustellen möglich.

Durch dieses Auswachsen wird der grössere Theil der folgenden abgewendeten Schale von Gürtelbandmembran überwuchert, und, sofern diese Schale eine umschlossene ist, wie in allen Zwillingen, liegt dann eine doppelte Membranschicht über derselben, vgl. die schematische Fig. 5 und Fig. 7. Im anderen Falle aber bleibt die

Schale trotz der theilweisen Ueberlagerung im Sinne unserer Definition eine freie, da sie nicht von Gürtelbandmembran der zugehörigen Zellhälfte umschlossen wird; ein ganz ähnliches Verhältniss besteht bei Melosira Borrerii, Fig. 9.

Der Raum zwischen Schalen- und Gürtelbandmembran erweist sich bei dem Studium der seitlichen Begrenzungen überraschend breit, so, dass ein schmaler Protoplasmagürtel denselben ausfüllen könnte.

Die Stelle *b* der Fig. 7 ist bemerkenswerth, weil sie erkennen lässt, dass das scheinbar kurze Gürtelband der Schale f_o lediglich ein Bruchstück ist, dessen Fortsetzung dem umfassenden Gürtelbandstück der letzten Schale anliegt; die Vergleichung der gegenüber liegenden Seite giebt darüber Aufschluss; vielleicht finden auch die kurzen Gürtelbänder *b* der schon vor dieser Beobachtung gezeichneten Fig. 6 theilweise ähnliche Erklärung, anderentheils handelt es sich bei diesen um unausgewachsene Gürtelbandhälften in Zellen deren Theilung soeben erst vollendet wurde.

---

3. Ableitung des Gesetzes und besondere Eigenschaften der Fadenformel.

Im Folgenden bezeichnet der Ausdruck Zwilling = *Z* eine einfache Zwillingsgruppe von der Form *fuuf*. Unter Drilling ist eine dreizellige, beiderseits durch je ein *f* begrenzte Gruppe verstanden, welche aus einem Zwilling, dem Drillingszwilling = *(Z)* und einer dritten Zelle, der Drillingszelle = *d* besteht. Die Drillingszelle ist diejenige Zelle, welche aus dem Mutterzwillinge ungetheilt in die Drillingsgruppe übergegangen ist, s. p. 238; letztere ist, vom Standpunkte des Beobachters aus, entweder nach rechts: *fuufuf*, oder nach links: *fufuuf*, ausgeschoben.

Die Beobachtung vieler Zellfäden führte zu folgenden Ergebnissen:

1) Jeder Faden (vgl. Taf. 15, Fig. 5 und Taf. 16) besteht aus

einer bestimmten Anzahl zu Zwillingen und Drillingen gruppirten Zellen.

2) Die Grenzschalen sämmtlicher Nachbarzellen haben ungleiche Zeichen. Auf die Endschale – einer Zelle folgt die Anfangsschale o der nächsten und umgekehrt. Haben die beiden Schalen derselben Zelle gleiche Zeichen, dann kehrt die Folge der Zeichen der Grenzschalen um. Daraus folgt:

a) Die beiden benachbarten *f* aller Zwillings- bezw. Drillingsgruppen, haben ungleiche Zeichen; auf die Endschale $\underset{-}{f}$ eines Zwillings, Drillings, folgt die Anfangsschale $\underset{0}{f}$ des Nachbar-Zwillings, -Drillings und umgekehrt.

b) Haben Anfang- und End-*f* desselben Zwillings, Drillings, gleiche Zeichen, dann kehrt die Folge der Zeichen der benachbarten *f*, der End- und Anfangsschalen benachbarter Zwillings-, Drillings-Gruppen um.

c) Auch die beiden benachbarten *u* aller Zwillinge, der einfachen und der Drillingszwillinge, *Z* und *(Z)*, haben ungleiche Zeichen.

d) Mehr als zwei aufeinanderfolgende gleiche Zeichen können nicht vorkommen. Folgen scheinbar dennoch mehr als zwei –, dann ergiebt eine genaue Untersuchung das Vorhandensein von Pseudo-Querlinien, welche nicht von einer Randverdickung herrühren, s. p. 254, 255.

3) Das *u* der ausgeschobenen Drillingszelle ist stets $\underset{0}{u}$. Hieraus und aus dem Vorangehenden folgt wiederum:

a) Drillingszellen können nur die Formen $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ oder $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$ haben.

b) Das dem *u* der Drillingszelle benachbarte *f* der Mittelzelle des Drillings, ist $= \underset{-}{f}$.

c) Drillingszellen von der Form $f\underset{0}{u}$ oder $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$ sind zwischen zwei $\underset{-}{f}$ eingeschoben.

Die Begrenzung der Drillinge durch je ein *f* am Anfang und Ende kennzeichnet mit absoluter Schärfe die Drillingszelle als eine unverändert gebliebene Zelle des Mutterzwillings, s. p. 238, und beweist, dass von den beiden Tochterzellen der zweiten Zelle des

Mutterzwillings, mag nun die grössere oder kleinere Zelle desselben wieder zur Mutterzelle geworden sein, die Mittelzelle des späteren Drillings unter allen Umständen die kleinere Tochterzelle ihrer Specialmutterzelle ist.

Bei der Theilung bildet die umschlossene Schale u^α, Taf. 15 Fig. 1 zunächst die ihr zukommende Gürtelbandhälfte aus und rückt aus der umschliessenden Gürtelbandhälfte der Schale f^α heraus, sie wird frei. Die Schale u^α der Fig. 1 wird zur Schale f^β der Zelle b in Fig. 2, und da u^α von vorn herein kleiner ist als f^α, so ist auch die ganze entstehende Zelle kleiner als die Mutterzelle. Diejenige Tochterzelle, der das u der Mutterzelle vererbt wird, ist unter allen Umständen die **kleinere**, umgekehrt: das f der **kleineren** Tochterzelle bestand vor der Theilung allemal als u der Mutterzelle. Theilt sich in dem Zwillinge Fig. 2 Zelle a, so entsteht vor der unverändert bleibenden Zelle b ein neuer Zwilling; die Schale u_1^α der Zelle a wird zur Schale f_1^β der Zelle c (Mittelzelle des Drillings Fig. 3) und da u_1^α von der Zelle a der Zelle c als f_1^β vererbt wird, so ist diese die kleinere der beiden Tochterzellen. Aber auch wenn Zelle b des Zwillings Fig. 2 sich theilen, nach der unverändert bleibenden Zelle a ein neuer Zwilling gebildet, wenn also Schale u_1^β zur Schale f_1^γ werden würde, ist die entstehende Mittelzelle kleiner als ihre Mutterzelle, da ihr die Schale u der Mutter als f vererbt wurde. Ein Bild dieser Drillingsgruppe giebt Fig. 4, wenn die Zelle c ausgeschaltet wird.

Da also das f der kleineren Tochterzelle nothwendig und in allen Fällen vor der Theilung als u der Mutterzelle, das f der grösseren Tochterzelle dagegen als f der Mutterzelle bestanden hat, so ist die Construction der Stammzelle des als Theil eines Drillings sich darstellenden Zwillings *(Z)* ebenso sicher wie einfach abzuleiten. Eine Drillingsgruppe z. B. von der Form $\underset{-}{f}\underset{\circ}{u}\;\underset{-}{f}\underset{\circ}{u}\;\underset{-}{u}\underset{-}{f}$ muss einem Mutterzwillinge von der Form $\underset{-}{f}\underset{\circ}{u}\;\underset{-}{u}\underset{-}{f}$ seine Entstehung verdanken, eine andere Lösung ist nicht möglich.

Welche Form aber hatte die Stammzelle des auf solche Weise auf einen Zwilling zurückgeführten Drillings, welche Form hat die Mutterzelle einfacher Zwillinge im Faden überhaupt?

Die Schwierigkeiten den vorangegangenen Zustand des Fadens, zunächst die n—1te Theilungsperiode, richtig zu erkennen, liegen somit in den einfachen Zwillingen. Es ist offenbar ein sehr wesentlicher Unterschied, ob die Mutterzelle im Faden die Stellung *fu* oder *uf* hatte, da hiervon allein die weitere Gruppirung der Zellen abhängt. Diese Schwierigkeiten sind ohne weitere Anhaltspunkte nicht zu beseitigen.

In dem Zwillinge *bd* der Fig. 4, Taf. 15 bestand das *f* der Zelle *d* vor der Theilung als *u* der Zelle b, die Mutterzelle dieses Zwillings hatte daher die Stellung *fu*; in dem Zwillinge *c a* dagegen bestand das *f* der Zelle *c* vor der Theilung als *u* der Zelle *a*, die Stellung der Mutterzelle war daher *uf*.

Gelingt es nicht Merkmale zu finden, welche mit Sicherheit die grössere von der kleineren Tochterzelle im Zwillinge unterscheiden lehren, dann bleibt lediglich die schwache Hoffnung durch directe Beobachtung im Wege von Culturen eine Lösung anzustreben, wobei es freilich schon von vorn herein fragwürdig erscheint, ob bei Deckglasculturen eine physiologische Vergrösserung des Fadens überhaupt wahrscheinlich ist.

Unsere Species bietet dagegen eine so seltene Gunst der Verhältnisse, dass eine vollkommene Lösung möglich wird; ob auch andere Species, bleibt fraglich, sicher deren sehr wenige.

Es ist zunächst sehr bemerkenswerth, dass nach den sub 2c und 3b mitgetheilten Beobachtungen

4) alle Mittelzellen von Drillingsgruppen die Form $\underset{-}{f}\underset{o}{u}$ oder $\underset{o}{u}\underset{-}{f}$ aufweisen oder anders ausgedrückt, dass in den Drillingszwillingen *(Z)*, das *u* der kleineren Tochterzelle in allen Fällen das Zeichen o, das *u* der grösseren Tochterzelle das Zeichen – führt.

Zieht man in Verbindung mit dieser Thatsache die sub 3 aufgestellte Regel in Betracht, wonach auch dem *u* der Drillingszelle ausnahmslos das Zeichen o zukommt und erwägt, dass diese Zelle eine ungetheilt gebliebene, unveränderte Zelle des Mutterzwillings ist, so liegt die Frage nahe, ob sie nicht ebenfalls die

kleinere der Tochterzellen derjenigen Zelle gewesen, welche den Mutterzwilling erzeugte, ob daher nicht auch die einfachen Zwillinge dem sub 4 festgestellten Gesetze folgen, dass in ihnen diejenige Zelle als die kleinere der beiden Tochterzellen der Stammzelle aufgefasst werden muss, deren *u* das Zeichen o trägt.

In der That lassen die Ergebnisse der Rückwärtsconstruction die Bejahung dieser Frage zweifellos erscheinen.

Führt man nämlich die Rückwärtsconstruction einer Anzahl directer Beobachtungen an vielgliedrigen Fäden in dem Sinne aus, dass deren einfache Zwillinge, unter der Annahme die Zelle mit $\underset{o}{u}$ sei die grössere, auf die Mutterzelle zurückgeführt werden, dann gelangt man alsbald zu Drillingsformen, welche mit einem *u* beginnen oder enden, was dem Gesetze der Drillingsbildung durchaus widerspricht. Niemals begegnet eine sorgfältige Beobachtung im Verlaufe eines Fadens einer derartigen Gruppirung, welche in jedem mehrgliedrigen Faden wiederholt gefunden werden müsste, wenn sie überhaupt möglich wäre. Dagegen ergiebt die Annahme, die Zelle mit $\underset{o}{u}$ sei die kleinere, die fast überraschende Thatsache, dass die hypothetische $n - 1$te Theilungsperiode des Fadens der direct beobachteten $n$ten in Bezug auf die Gruppirung der Zellen und die Aufeinanderfolge der Zeichen ihrer Elemente, trotz des intercalaren Wachsthums des Fadens, nach ausgeführter Rückwärtsconstruction also trotz der Elimination je einer Zelle aller Zwillinge, genau entspricht; nur die Gesammtzahl der Zellen ist um die Zahl der eliminirten Zellen geringer geworden; s. das Schema auf Taf. 16 und die Ausführungen p. 264.

Die unter Nr. 4 aufgestellte Regel darf daher ohne Bedenken dahin erweitert werden, dass

5) sämmtliche Zellen des Fadens deren *u* das Zeichen o führen, sich dadurch als kleinere Tochterzellen, sämmtliche Zellen deren *u* das Zeichen – zukommt, als grössere Tochterzellen ihrer Special-Mutterzellen ausweisen.

Nachdem wir erkannt haben, dass von den ungleichen Zeichen der beiden *u*, welche jede Mutterzelle neu zu bilden hat (Regel 2c) das Zeichen o der kleineren Tochterzelle zukommt (Regel 5) und da wir wissen, dass letzterer das *u* der Mutterzelle als *f* vererbt wurde, ist die Gestaltung jedes Zwillings fest begrenzt.

Es müssen danach bilden

6) Mutterzellen von der Form $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ $\quad \underset{0}{f}\underset{0}{u}$ $\quad \underset{-}{f}\underset{0}{u}$ $\quad \underset{0}{f}\underset{-}{u}$

$$\quad | \diagdown \qquad | \diagdown \qquad | \diagdown \qquad | \diagdown$$

Zwillinge von der Form $\underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}$; $\underset{0}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{0}{f}$; $\underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{0}{f}$; $\underset{0}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}$,

welche Formeln auch rückwärts gelesen Gültigkeit besitzen.

An diese Formeln können wir bereits einige Betrachtungen knüpfen, welche später bei Aufsuchung der allgemeinen Formeln für die verschiedenen Zellformen ihre Verwerthung finden werden.

Auch die grössere Tochterzelle erscheint hiernach nicht nothwendig in derselben Gestalt, welche vor der Theilung die Mutterzelle besessen, wie man wohl stillschweigend bisher angenommen, indem Mutterzellen, welche ihr u mit dem Zeichen 0 der kleineren Tochterzelle als $\underset{0}{f}$ vererben, unter dem Zwange der Regel 5 das verlorene $\underset{0}{u}$ in der grösseren Tochterzelle als $\underset{-}{u}$ ersetzen. Dagegen gleichen die grösseren Tochterzellen der Mutterzelle vollkommen, wenn letztere ein $\underset{-}{u}$ besass; das ist aber in der zweiten Generation, also in allen Zwillingen, Z und (Z) durchgehends der Fall, wie ein Blick auf die Formeln sub 6 zeigt, und deshalb müssen ganz allgemein grössere Tochterzellen in allen folgenden Generationen wiederum gleiche grössere Tochterzellen erzeugen. Da ihr u nach Nr. 5 $= \underset{-}{u}$ ist, so können

7) grössere Tochterzellen nur in den Formen $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{-}{f}$ oder $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{0}{f}$ erscheinen und kleinere Tochterzellen lediglich in der Form $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ erzeugen.

Derselben Regel folgend führen

8) kleinere Tochterzellen ihr u als $\underset{0}{u}$; sie besitzen deshalb nur die Formen $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ oder $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$. Die von ihnen erzeugten grösseren Tochterzellen gleichen ihnen daher niemals und die kleineren Tochterzellen erscheinen nur in der Form $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$.

Damit sind alle Bedingungen gegeben, die Entwickelungsgeschichte eines beliebigen Fadens oder Fadenstücks abzuleiten. Man findet die Stammzelle des Zwillings, wenn man die beiden jüngst

gebildeten u ausschaltet und das f der kleineren Tochterzelle mit seinem Zeichen dem f der grösseren Tochterzelle als zugehöriges u anfügt, wie das ohne Weiteres aus den oben mitgetheilten Formeln hervorgeht. Beim Drilling fügt man nach Ermittelung der Stammzelle des Drillingszwillings die Drillingszelle unverändert hinzu und führt dann den so gewonnenen Mutterzwilling auf seine Stammzelle zurück.

Der Drilling $f_0 u_- u_0 f_- u_0 f_0$ entstand aus

dem Mutterzwilling $f_0 u_-$ $u_0 f_0$ und dieser entstand aus

der Stammzelle $f_0 u_0$.

Die Anwendung des Vorstehenden zur Ermittelung des Stammbaums vielgliedriger Fäden führt nunmehr auf das bereits im ersten Abschnitt mitgetheilte Entwickelungsgesetz:

Die grössere Tochterzelle der $n$ten theilt sich in der folgenden, $n + 1$ten, die kleinere regelmässig erst in der zweitfolgenden, $n + 2$ten, Theilungsperiode.

Dieses Gesetz lässt die kleinere Tochterzelle unverändert in die $n + 1$te Theilungsperiode übergehen und in derselben zur Drillingszelle werden, indem sie dem neuen Theilungsproduct der grösseren Tochterzelle, einem Zwilling (Z), vor- oder nachgeschoben wird. In der $n + 2$ten Theilung wird sie dann wieder Mutterzelle und bildet einen einfachen Zwilling. Alle Zwillinge der $n$ten Theilung, die einfachen sowohl wie die Drillingszwillinge, $Z + (Z)$, müssen mithin in der $n + 1$ten Periode je einen Drilling, jede Drillingszelle aber, als unveränderte kleinere Tochterzelle aus der $n - 1$ten Periode, ausserdem einen einfachen Zwilling bilden.

9) Die $n + 1$te Periode enthält daher so viel einfache Zwillinge als die $n$te Drillinge, und so viel Drillinge als die $n$te einfache Zwillinge + Drillinge.

Eine Stammzelle bildet nach der ersten Theilung einen Zwilling, nach der zweiten einen Drilling, nach der dritten je einen Zwilling und einen Drilling, nach der vierten einen Zwilling und zwei Drillinge u. s. f., es wächst daher die Zahl der Zwillinge und Drillinge wie folgt:

10)			Zellen	Zwillinge	Drillinge
	Theilung	1 . . .	2	1	—
	-	2 . . .	3	—	1
	-	3 . . .	5	1	1
	-	4 . . .	8	1	2
	-	5 . . .	13	2	3
	-	6 . . .	21	3	5
	-	7 . . .	34	5	8
	-	8 . . .	55	8	13
	-	9 . . .	89	13	21
	-	10 . . .	144	21	34

u. s. f.

Bezeichnet im Folgenden **a** die Zahl der einfachen Zwillinge, **b** die der Drillinge der **nten Theilungsperiode**, so ist

11) b — a = die Zahl der Zwillinge der n — 1ten Periode,
a = - - - Drillinge - - -
2a — b = - - - Zwillinge - n — 2ten -
b — a = - - - Drillinge - - -
2b — 3a = - - - Zwillinge - n — 3ten -
2a — b = - - - Drillinge - - -
5a — 3b = - - - Zwillinge - n — 4ten -
2b — 3a = - - - Drillinge - - -

u. s. f.

b = die Zahl der Zwillinge der n + 1ten Periode,
a + b = - - - Drillinge - - -
a + b = - - - Zwillinge - n + 2ten -
a + 2b = - - - Drillinge - - -
a + 2b = - - - Zwillinge - n + 3ten -
2a + 3b = - - - Drillinge - - -
2a + 3b = - - - Zwillinge - n + 4ten -
3a + 5b = - - - Drillinge - - -

u. s. f.

Die Gesammtzahl der Zellen ist, wie ohne Weiteres erhellt,

12) in der $n$ten Periode 2a + 3b und demnach
in der n + 1ten Periode 3a + 5b
in der n + 2ten Periode 5a + 8b

u. s. f.

Die Zunahme des Fadens an Zellen beim Uebergange aus der $n$ten in die $n + 1$te Periode, da jeder Drilling eine Zunahme um zwei, jeder einfache Zwilling eine solche um eine Zelle veranlasst, ist

13) a + 2b.

Zellenzahl *in toto*, Gruppirung der Glieder, sowie Zuwachs regeln sich daher sämmtlich nach Maassgabe der bekannten recurrenten Reihe:

14) 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144 . . . .
worin jedes Glied gleich der Summe der beiden vorangehenden ist.

In jedem regelmässig gebildeten Faden verhält sich auch die Länge der neuen Elemente B zu der Länge der alten A, nach der geometrischen Proportion des goldenen Schnittes, d. h. wie die Länge der alten Elemente A zur Länge des ganzen Fadens $A + B$.

Taf. 16 enthält das Schema eines regelmässig aus der Urmutterzelle $\underline{f}\underline{u}$ entwickelten Fadens siebenter Theilung. Jede Generation wiederholt bis zur Zellenzahl der vorangegangenen, deren Gruppirung, Zeichenfolge und Zellengrösse.

Die Zeichenfolge der Grenzschalen aller Zwillinge, Z und (Z), und der Elemente der Drillingszellen, bilden gemeinsam die Zeichenfolge der Elemente der $n - 1$ten Periode, weil in der folgenden Generation die grösseren Tochterzellen und die Drillingszellen zu je einer Drillingsgruppe heranwachsen und ihre u diesen Gruppen als begrenzende f vererben, während die kleineren Tochterzellen unverändert als Drillingszellen übergehen; oder anders ausgedrückt: die Grenzschalen der Zwillinge und die Drillingszellen sind die aus der $n - 1$ten Periode überkommenen alten Elemente des Fadens. Zwischen ihnen werden die benachbarten u aller Zwillinge neugebildet, deren Zeichen die Reihenfolge der Zeichen der alten Elemente (= der Zeichenfolge der Elemente der $n - 1$ten Periode) derart ergänzen, dass nunmehr auch die Zeichenfolge der Elemente der $n$ten die Folge der Elemente der $n - 1$ten, bis zu deren Zellenzahl, wiederholt.

Die Zeichenfolge der Grenzschalen der Drillings und Zwillingsgruppen der $n$ten bildet die Zeichenfolge der Elemente der $n - 2$ten Periode, weil nach zwei Generationen die grösseren Tochterzellen zu

je einer Drillingsgruppe, die kleineren Tochterzellen zu je einer Zwillingsgruppe herangewachsen und ihre u zu einem der begrenzenden f dieser Gruppen geworden sind; oder anders, die Grenzschalen der Drillings- und Zwillingsgruppen der $n$ten sind die aus der n — 2ten Periode überkommenen alten Elemente.

Auch das Schema Taf. 15 Fig. 4 illustrirt diese Verhältnisse. Die Zeichenfolge, von rechts nach links gelesen, bleibt dieselbe, wenn zunächst die mit 5, dann die mit 4 u. s. f. bezeichneten Schalen ausgeschaltet werden.

Die Zahl der verschiedenen Elemente der $n$ten Periode ergiebt sich aus den Regeln sub Nr. 2 und 3.

Im zweiten Abschnitt wurde bereits darauf hingewiesen, dass der Hälfte aller Schalen + 1, also (2a + 3b) + 1 das Zeichen –, (2a + 3b) — 1 dagegen das Zeichen o zukommt, vorausgesetzt, dass die Urmutterzelle die Form $\underline{f}\,\underline{u}$ besessen hat. Diese Zeichen vertheilen sich auf f und u in ungleicher Weise.

Nach Nr. 2a und b sind so viel $\underline{f}$ und eben so viel $\underset{0}{f}$ vorhanden, als Grenzen von Zwillings- und Drillingsgruppen: = (a + b) — 1; dazu treten nach Nr. 3b die $\underline{f}$ aller Mittelzellen von Drillingen: = b und endlich zwei $\underline{f}$ als Anfangs- und Schlussschalen des Fadens, die beiden Schalen der Urmutterzelle. Im Ganzen sind also vorhanden

$$(a + 2b) + 1\ \underline{f};\ (a + b) - 1\ \underset{0}{f}.$$

Sollten Urmutterzellen von der Form $\underset{0}{f}\,\underset{0}{u}$ vorkommen, dann würde + 1 auf Seite $\underset{0}{f}$, — 1 auf Seite $\underline{f}$ stehen; bei den Formen $\underline{f}\,\underset{0}{u}$ oder $\underset{0}{f}\,\underline{u}$ entfallen + 1 und — 1.

Nach Nr. 2c sind so viel $\underline{u}$ und eben so viel $\underset{0}{u}$ vorhanden, als benachbarte u in allen Zwillingen, $Z + (Z)$, also a + b; dazu treten nach Nr. 3 so viel $\underset{0}{u}$ als Drillingszellen: = b. Im Ganzen sind also vorhanden

$$a + b\ \underline{u};\ a + 2b\ \underset{0}{u}.$$

Um die Elemente des Zuwachses festzustellen ist daran zu erinnern, dass sämmtliche neu erzeugten Schalen als u gebildet

werden und zwar muss nach Nr. 2c die Hälfte aller dieser neuen $u = \underline{u}$, die andere Hälfte $= \underset{0}{u}$ sein. Der Zuwachs an Zellen beim Uebergange aus der $n$ten in die $n + 1$te Periode beträgt, wie unter Nr. 13 gezeigt, a + 2b, an Schalen mithin 2a + 4b; es werden daher jedesmal a + 2b $\underline{u}$ und a + 2b $\underset{0}{u}$ neu erzeugt.

Indess kann der Zuwachs nicht unter dieser Form erscheinen. Den Ausführungen unter Nr. 6 zufolge ergänzen die grösseren Tochterzellen in allen Zwillingen, $Z + (Z)$, das ihren kleineren Tochterzellen als $\underline{f}$ vererbte $\underline{u}$ in ihren grösseren Tochterzellen. Von den neu gebildeten a + 2b $\underline{u}$ werden daher in der $n + 1$ten Periode a + b für die erwähnten grösseren Tochterzellen verwendet und eben so viel alte $\underline{u}$ rücken als $\underline{f}$ in die kleineren Tochterzellen. Die übrigen neu gebildeten b $\underline{u}$ werden als solche den grösseren Tochterzellen der Drillingszellen einverleibt, welche letzteren als kleinere Tochterzellen aus der $n - 1$ten Periode in die $n$te unverändert übergegangen, gesetzmässig wieder Mutterzellen werden. Dabei vererben sie ihr $\underset{0}{u}$ ihren kleineren Tochterzellen als $\underset{0}{f}$ und bilden in denselben neue $\underset{0}{u}$. Von den neu gebildeten a + 2b $\underset{0}{u}$ werden daher b in der $n + 1$ten Periode für die kleineren Tochterzellen jener Drillingszellen verwendet und ebenso viele alte $\underset{0}{u}$ rücken als $\underset{0}{f}$ in dieselben. Für den Zuwachs aus der $n$ten in die $n + 1$te Periode ergeben sich daher die Elemente:

$$a + b \ \underline{f}; \ b \ \underset{0}{f}; \ b \ \underline{u}; \ a + b \ \underset{0}{u}.$$

15) Der Faden enthält hiernach an Elementen:

	$\underline{f}$	$\underset{0}{f}$	$\underline{u}$	$\underset{0}{u}$	
$n$te Periode:	(a + 2b) + 1;	(a + b) − 1;	a + b;	a + 2b;	= 4a + 6b
Zuwachs:	a + b;	b;	b;	a + b;	= 2a + 4b
$n + 1$te Per.:	(2a + 3b) + 1;	(a + 2b) − 1;	a + 2b;	2a + 3b;	= 6a + 10b.

Betrachten wir nunmehr die Gruppirung dieser Elemente zu Zellen und zwar zunächst in den kleineren Tochterzellen.

Die hier folgenden Entwickelungen sind aus dem Schema Taf. 17 ersichtlich.

Die Regel Nr. 7 beweist, dass kleinere Tochterzellen von grösseren Tochterzellen nur in der Form $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ gebildet werden können. So viel grössere Tochterzellen in allen Zwillingen, $Z + (Z)$ der $n + 1$ten Theilung, so viel $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ werden daher als deren kleinere Tochterzellen in den (Z) der $n$ten neu gebildet, also a + (b — a) = b. Dazu treten nach Regel 4, und zwar als Drillingszellen, so viel alte $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$, als in der $n - 1$ten Theilung Mittelzellen von Drillingen enthalten waren, da diese als kleinere Tochterzellen von grösseren Tochterzellen der $n - 2$ten Periode die Form $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ haben und unverändert aus der $n - 1$ten in die $n$te Theilung übergehen müssen; also a.

Die $n$te Theilung enthält daher im Ganzen

$$a + b \; \underset{-}{f}\underset{0}{u} \text{ bezw. } \underset{0}{u}\underset{-}{f}.$$

Hiervon gehen die Mittelzellen in den Drillingen der $n$ten Periode unverändert in die $n + 1$te und zwar als Drillingszellen über, also b. Ferner werden in den (Z) der $n + 1$ten Theilung so viel $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ neu gebildet, als grössere Tochterzellen in den $Z + (Z)$ der $n$ten enthalten sind, also a + b.

Die $n + 1$te Theilung enthält daher im Ganzen

$$b + (a + b) = a + 2b \; \underset{-}{f}\underset{0}{u} \text{ bezw. } \underset{0}{u}\underset{-}{f}.$$

Der Zuwachs beim Uebergange aus der $n$ten in die $n + 1$te Periode beträgt mithin

$$(a + 2b) - (a + b) = b \; \underset{-}{f}\underset{0}{u} \text{ bezw. } \underset{0}{u}\underset{-}{f}.$$

Die kleineren Tochterzellen von kleineren Tochterzellen können nach Regel 8 nur in der Form $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$ erscheinen. Die Drillingszellen der $n - 1$ten Periode sind unveränderte kleinere Tochterzellen der $n - 2$ten, müssen daher in der $n$ten wieder Mutterzellen werden und einfache Zwillinge bilden.

So viel Drillingszellen in der $n - 1$ten Periode enthalten, so viel $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ werden daher in den einfachen Zwillingen neu gebildet, also a. So viel Drillingszellen dagegen in der $n - 2$ten enthalten waren, so viel alte $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ gehen als Drillingszellen in die $n$te über, also b — a.

Die *n*te Theilung enthält daher im Ganzen

$$a + (b - a) = b\ \underset{\circ\,\circ}{fu} \text{ bezw. } \underset{\circ\,\circ}{uf}.$$

Davon gehen als Drillingszellen in die $n+1$te Theilung unverändert über so viel, als in der *n*ten kleinere Tochterzellen von Drillingszellen der $n - 1$ten Theilung vorhanden, also a. In den einfachen Zwillingen der $n+1$ten werden neu gebildet so viel, als Drillingszellen in der *n*ten Theilung enthalten, also b.

Die $n+1$te Theilung enthält daher im Ganzen

$$a + b\ \underset{\circ\,\circ}{fu} \text{ bezw. } \underset{\circ\,\circ}{uf}.$$

Der Zuwachs beim Uebergange in die $n+1$te Periode beträgt mithin

$$(a + b) - b = a\ \underset{\circ\,\circ}{fu} \text{ bezw. } \underset{\circ\,\circ}{uf}.$$

Behufs Ableitung der grösseren Tochterzellen ist die Berücksichtigung der sämmtlichen vorangegangenen Theilungen erforderlich.

Die Form aller Mittelzellen von Drillingen ist nach Regel 4 $\underset{-\,\circ}{fu}$ bezw. $\underset{\circ\,-}{uf}$. Als kleinere Tochterzellen erzeugen dieselben erst in der $n+2$ten Periode wieder grössere Tochterzellen von der Form $\underset{-\,-}{fu}$ bezw. $\underset{-\,-}{uf}$. In der *n*ten Theilung kommen daher so viel $\underset{-\,-}{fu}$ bezw. $\underset{-\,-}{uf}$ vor, als die Summe aller Mittelzellen von Drillingen in der $(n-2) + (n-3) + \ldots + 3 + 2$ten Periode, die erste ausgeschlossen, da in dieser keine Drillingsgruppe enthalten ist. Dazu tritt je 1 $\underset{-\,-}{fu}$ als grössere Tochterzelle der Urmutterzelle (Anfangszelle) des Fadens und, von der 3ten Theilung beginnend, 1 $\underset{-\,-}{uf}$ als grössere Tochterzelle der kleineren Tochterzelle 1ter Theilung (Schlusszelle des Fadens).

Die Reihe unter Nr. 10, nach welcher Zwillinge und Drillinge mit wachsendem *n* fortschreiten, ist weder eine arithmetische, noch eine geometrische; die Summenformeln für derartige Reihen sind deshalb nicht anwendbar. Wir folgen daher dem Satze, dass das *r*te Glied jeder Reihe gleich ist der Summe aus dem Anfangsgliede, hier $= 1$, und den $r - 1$ ersten Gliedern der ersten Differenzreihe. Diese Differenzreihe gleicht in unserem Falle der ursprünglichen Reihe, nur steht sie, wie leicht zu ersehen, um ein Glied zurück. Das *r*te Glied unserer Reihe, A_r, ist daher gleich 1 plus

der Summe der $r - 2$ ersten Glieder. Wir erhalten sodann die Summenformel für die r ersten Glieder

$$S = 2\,A_r + A_{r-1} - 1.$$

Es soll jedoch die Summe der Drillinge der $(n-2) + (n-3) + \ldots 3 + 2$ten Theilung gefunden werden. In der $n - 2$ten Periode sind nach Nr. 11 $b - a$, in der $n - 3$ten $2a - b$ Drillinge enthalten. Die Gleichung geht daher über in

$$S = 2\,(b - a) + (2a - b) - 1$$

und deren Auflösung ergiebt $b - 1$; dazu die beiden Anfang- und Schluss-$\underset{-}{f}\underset{-}{u}$, also zusammen $b + 1$. Da $b - a$ $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ in der $n - 1$ten Periode als Drillingszellen enthalten waren, so befinden sich von jenen $b + 1$ $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$, $b - a$ als deren grössere Tochterzellen in den einfachen Zwillingen, der Rest $a + 1$ in den *(Z)* der $n$ten Periode, s. Taf. 17.

Die $n$te Periode enthält daher im Ganzen

$$b + 1\ \underset{-}{f}\underset{-}{u} \text{ bezw. } \underset{-}{u}\underset{-}{f}.$$

Diese erzeugen in den *(Z)* der $n + 1$ten Periode eben so viele, also $b + 1$ gleiche grössere Tochterzellen. Vorher, s. p. 267, wurde nachgewiesen, dass a Drillingszellen von der Form $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ in der $n$ten enthalten sind, welche eben so viel, also a, grössere Tochterzellen von der Form $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ in den Zwillingen der $n + 1$ten Periode erzeugen müssen.

Die $n + 1$te Periode enthält daher

$$(a + b) + 1\ \underset{-}{f}\underset{-}{u} \text{ bezw. } \underset{-}{u}\underset{-}{f}.$$

Der Zuwachs beim Uebergange aus der $n$ten in die $n + 1$ste Periode beträgt daher

$$(a + b) + 1 - (b + 1) = a\ \underset{-}{f}\underset{-}{u} \text{ bezw. } \underset{-}{u}\underset{-}{f}.$$

Drillingszellen besitzen nur die Formen $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ oder $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$. Zellen von der Form $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ erzeugen zufolge Nr. 6 in der $n + 1$ten Periode kleinere Tochterzellen von der Form $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$, gehen dann als solche unverändert in die $n + 2$te und erzeugen in der $n + 3$ten Periode grössere Tochterzellen von der Form $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{0}{f}$ und diese nun in allen folgenden Perioden wiederum grössere Tochterzellen gleicher Form.

Die Anzahl $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$, welche in der $n$ten Theilung vorkommen, muss daher gleich sein der Summe aller Drillinge in der $(n-3)+(n-4)\ldots+3+2$ten Theilung. Nach Nr. 11 beträgt die Zahl der Drillinge in der $n-3$ten Theilung $2a-b$, in der $n-4$ten $2b-3a$. Die Summenformel ist daher

$$S = 2\,(2a-b) + (2b-3a) - 1,$$

und deren Auflösung ergiebt den Werth $a-1$. Davon befinden sich $2a-b$ als grössere Tochterzellen von der gleichen Anzahl Drillingszellen von der Form $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ der $n-1$ten, in den einfachen Zwillingen, der Rest $(b-a)-1$ in den *(Z)* der $n$ten Periode; s. Taf. 17.

In der $n$ten Periode sind enthalten

$$a-1\ \underset{0}{f}\underset{-}{u} \text{ bezw. } \underset{-}{u}\underset{0}{f}.$$

Diese erzeugen in den *(Z)* der $n+1$ten Periode eben so viele grössere Tochterzellen gleicher Form. $b-a$ Drillingszellen von der Form $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$, welche, wie vorher p. 267 nachgewiesen worden, in der $n$ten Periode enthalten sind, erzeugen in den einfachen Zwillingen der $n+1$ten Periode eben so viel grössere Tochterzellen von der Form $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$.

Die $n+1$te Periode enthält daher

$$(b-a)+(a-1) = b-1\ \underset{0}{f}\underset{-}{u} \text{ bezw. } \underset{-}{u}\underset{0}{f}.$$

Der Zuwachs bei Uebergange aus der $n$ten in die $n+1$te Periode beträgt daher

$$(b-1)-(a-1) = b-a\ \underset{0}{f}\underset{-}{u} \text{ bezw. } \underset{-}{u}\underset{0}{f}.$$

Nachdem wir unter Nr. 15 die Elemente ermittelt haben, aus denen ein Faden $n$ter Theilnng sich zusammensetzt, besitzen wir ein einfaches Mittel um die Richtigkeit der vorstehend analytisch gefundenen Ableitungen zu prüfen. Subtrahiren wir die für die kleineren Tochterzellen $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ und $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$ erhaltenen Zahlenwerthe von dem Bestande der Elemente, so müssen damit sämmtliche $\underset{0}{u}$ erschöpft sein und die übrig bleibenden $\underset{-}{f}$, $\underset{0}{f}$, $\underset{-}{u}$ genau für die Zusammensetzung der grösseren Tochterzellen $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ und $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ ausreichen.

In der *n*ten Theilung sind verfügbar:

	$\underset{-}{f}$	$\underset{0}{f}$	$\underset{-}{u}$	$\underset{0}{u}$
	(a + 2b) + 1	(a + b) − 1	a + b	a + 2b.
Für $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ u. $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ wurden verwendet:	a + b	b	—	a + 2b.
Für $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ und $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$ verbleiben:	b + 1	a — 1	a + b	0

Von a + b $\underset{-}{u}$ müssen sich b + 1 mit der gleichen Zahl $\underset{-}{f}$ zu

b + 1 $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$

verbinden und die übrig bleibenden a — 1 $\underset{-}{u}$ mit a — 1 $\underset{0}{f}$ zu

a — 1 $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$.

Im Zuwachs sind verfügbar:

	$\underset{-}{f}$	$\underset{0}{f}$	$\underset{-}{u}$	$\underset{0}{u}$
	a + b	b	b	a + b.
Für $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ und $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ wurden verwendet:	b	a	—	a + b.
Für $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ und $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$ verbleiben:	a	b — a	b	0

Davon verbinden sich a $\underset{-}{f}$ mit a $\underset{-}{u}$ zu

a $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$,

und die übrig bleibenden b — a $\underset{-}{u}$ mit b — a $\underset{0}{f}$ zu

b — a $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$.

16) Zusammenstellung der vorstehenden Ergebnisse:

	fu_{--}	fu_{00}	fu_{-0}	fu_{0-}	Summe
I. Die $n-1$te Theilung enthält					
i. d. einf. Zwillingen	2a − b	b − a	—	2b − 3a	2b − 2a
in den *(Z)*	(b − a) + 1	—	a	(2a − b) − 1	2a
in d. Drillingszellen	—	2a − b	b − a	—	a
	a + 1	a	b	(b − a) − 1	a + 2b
II. Der Zuwachs enthält					
i. d. einf. Zwillingen	2b − 3a	2a − b	—	5a − 3b	4a − 2b
in den *(Z)*	2a − b	—	b − a	2b − 3a	2b − 2a
in d. Drillingszellen	—	2b − 3a	2a − b	—	b − a
	b − a	b − a	a	2a − b	a + b
III. Die nte Theilung enthält					
i. d. einf. Zwillingen	**b − a**	**a**	—	**2a − b**	**2a**
in den *(Z)*	**a + 1**	—	**b**	**(b − a) − 1**	**2b**
in d. Drillingszellen	—	**b − a**	**a**	—	**b**
	b + 1	**b**	**a + b**	**a − 1**	**2a + 3b**
IV. Der Zuwachs enthält					
i. d. einf. Zwillingen	2a − b	b − a	—	2b − 3a	2b − 2a
in den *(Z)*	b − a	—	a	2a − b	2a
in d. Drillingszellen	—	2a − b	b − a	—	a
	a	a	b	b − a	a + 2b
V. Die $n+1$te Theilung enth.:					
i. d. einf. Zwillingen	a	b	—	b − a	2b
in den *(Z)*	b + 1	—	a + b	a − 1	2a + 2b
i. d. Drillingszellen	—	a	b	—	a + b
	(a + b) + 1	a + b	a + 2b	b − 1	3a + 5b

Die oberflächliche Vergleichung vorstehender Formeln, speciell der Nummern III, IV, V könnte leicht zu der irrthümlichen Auffassung führen, dass die grösseren Tochterzellen des Zuwachses, a $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ und b — a $\underset{\circ}{f}\underset{-}{u}$, mit eben so viel, also b, kleineren Tochterzellen aus der $n$ten von der Form $\underset{\circ}{f}\underset{\circ}{u}$, die einfachen Zwillinge der n + 1sten Theilung zusammensetzen, während die kleineren Tochterzellen des Zuwachses, a $\underset{\circ}{f}\underset{\circ}{u}$ und b $\underset{-}{f}\underset{\circ}{u}$ die Drillingszellen der n + 1sten Theilung bilden; der Rest des Bestandes der $n$ten Theilung dagegen, die grösseren Tochterzellen b + 1 $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ und a — 1 $\underset{\circ}{f}\underset{-}{u}$ sich mit derselben Anzahl, also a + b kleineren Tochterzellen von der Form $\underset{-}{f}\underset{\circ}{u}$ zu den *(Z)* der n + 1sten Theilung vereinigen.

Die vorangegangenen Ableitungen erweisen jedoch eine wesentlich andere Zusammensetzung der Zwillinge und Drillinge. Die Verschiebungen und Formveränderungen, welche hierbei stattfinden, soll die auf Taf. 17 versuchte graphische Darstellung nochmals übersichtlich vorführen.

Versuchen wir nunmehr den verwickelten Aufbau des Fadens aus seinen Elementen, den Schalen $\underset{-}{f}$, $\underset{\circ}{f}$, $\underset{-}{u}$, $\underset{\circ}{u}$, durch Bildung von Gruppen niederer und höherer Ordnungen anschaulich zu machen.

Drillings- und Zwillingsgruppen, deren Mutterzellen die Stellung *fu* gehabt haben, bezeichnen wir mit dem Vorzeichen +, solche, deren Mutterzellen die umgekehrte Stellung *uf* hatten, mit dem Vorzeichen —. Die Ausdrücke positive und negative Drillingsgruppen etc. sollen daher lediglich diese Beziehung zur Mutterzelle bildlich vergegenwärtigen. Positive Drillingsgruppen, + *D*, schieben ihre Drillingszelle nach rechts, *fuufuf*, negative, — *D*, nach links aus, *fufuuf*.

In der n + 1ten Periode bildet jeder Drilling einen Drilling und einen Zwilling, jeder Zwilling einen Drilling. Mit Vorzeichen versehen erzeugen, wie ein Blick auf Taf. 16 lehrt,

$$+D \text{ erzeugt } +D-Z; \quad -D \text{ erzeugt } +Z-D;$$
$$+Z \quad \text{-} \quad +D; \qquad -Z \quad \text{-} \quad -D.$$

Von dem positiven Drilling zweiter Theilung ausgehend, können wir den gröberen Bau des Fadens hiernach bereits construiren.

Die Elemente zweiter Ordnung Z und D sind jedoch unter sich wesentlich verschieden.

Die einfachen Zwillinge der $n$ten Theilung stammen von den Drillingszellen der n — 1ten, s. p. 262; Drillingszellen können nach Nr. 3a nur die Formen $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$ und $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$ besitzen und daher treten einfache Zwillinge im regelmässig entwickelten Faden in vier Formen auf:

$$+Z_1 = \underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{0}{f};\quad -Z_1\ \underset{0}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{-}{f};$$
$$+Z_2 = \underset{0}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{0}{f};\quad -Z_2\ \underset{0}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{0}{f},$$

Die Formen $\begin{matrix}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{-}{f},\ \underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\\ \underset{0}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f};\ \underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{0}{f}\end{matrix}$ kommen nur in den Drillingszwillingen vor, ausgenommen der nach der ersten Theilung der Urmutterzelle $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ entstehende einfache Zwilling $\underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}$; wo daher jene Formen selbständig auftreten, muss vermuthet werden, dass die Drillingszelle fehlt, s. auch Abschnitt 4.

Drillinge können den acht Zellformen der $n-2$ten $\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{-}{f}$, $\underset{-}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{-}{f}$; $\underset{0}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{0}{f}$, $\underset{0}{f}\underset{0}{u}$ bezw. $\underset{0}{u}\underset{0}{f}$ entstammen und daher folgende acht Formen annehmen:

$$+D_1 = \underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{f};\quad -D_1 = \underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{-}{f};$$
$$+D_2 = \underset{-}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{0}{f};\quad -D_2 = \underset{0}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{-}{f};$$
$$+D_3 = \underset{0}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{f};\quad -D_3 = \underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{0}{f};$$
$$+D_4 = \underset{0}{f}\underset{-}{u}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{0}{f};\quad -D_4 = \underset{0}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{f}\underset{0}{u}\underset{-}{u}\underset{0}{f};$$

Somit haben wir 6 positive und 6 negative Elemente zweiter Ordnung, $\pm Z_1$ und Z_2, D_1 bis D_4.

17) Von der Urmutterzelle ausgehend gelangt man nunmehr zu den Formeln:

$$\underbrace{\overset{\text{2te}}{+D_1}\,\big|\overset{\text{3te}}{-Z_1}\big|-D_2}_{+1}\overset{\text{4te}}{\big|}\underbrace{+Z_2-D_1}_{-5}\overset{\text{5te}}{\big|}\underbrace{+D_4+Z_1-D_1}_{-2}\overset{\text{6te}}{\big|}\underbrace{+D_3-Z_2}_{+6}\underbrace{+D_2+Z_1-D_1}_{-1}\overset{\text{7te}}{\big|}$$

$$\underbrace{+D_3-Z_1-D_4}_{+3}\ \underbrace{+D_1-Z_2}_{+5}\ \underbrace{+D_2+Z_1-D_1}_{-1}\overset{\text{8te}}{\big|}$$

$$\underbrace{+D_3-Z_1-D_2}_{+4}\underbrace{+Z_2-D_3}_{-6}\underbrace{+D_1-Z_1-D_4}_{+2}\underbrace{+D_1-Z_2}_{+5}\underbrace{+D_2+Z_1-D_1}_{-1}\overset{\text{9te}}{\big|}$$

Werden die homologen Gruppen mit entsprechenden Ziffern bezeichnet, so erhält man 6 positive und 6 negative gleichartige Gruppen, welche als Elemente dritter Ordnung den Aufbau des Fadens gestalten. Die Vorzeichen + und − sind hier ganz willkürlich gewählt; das Zeichen − bedeutet nur Umkehrung der Zeichen und Stellung der + Gruppe.

4te 5te 6te 7te 8te 9te 10te
+ 1 | − 5 | − 2 | + 6 − 1 | + 3 + 5 − 1 | + 4 − 6 + 2 + 5 − 1 | + 4 − 5 − 3 + 1 − 6 + 2 + 5 − 1 |
+ A + B − A − B − A

11te
+ 4 − 5 − 2 + 6 − 4 + 1 − 5 − 3 + 1 − 6 + 2 + 5 − 1 |
+ A − B − A

12te
+ 4 − 5 − 2 + 6 − 1 + 3 + 5 − 4 + 1 − 5 − 2 + 6 − 4 + 1 − 5 − 3 + 1 − 6 + 2 + 5 − 1 |
+ A + B + A − B − A

Vereinigt man wiederum homologe Gruppen zu Elementen vierter Ordnung, so betheiligen sich 2 positive und 2 negative Elemente vierter, A und B, zugleich mit 2 positiven und 2 negativen Elementen dritter Ordnung 1 und 4 an dem Aufbau. Die Verbindungen derselben ergeben 8 positive und 8 negative Untergruppen a′—h′.

18) + a′ + b′ + c′ + d′ + e′ + f′ − a′ + e′ + g′ − c′ − b′ − a′ + e′
+ 1 | + A − 1 | + B − 1 | + 4 − A − 1 | + 4 − B + 1 − A − 1 |
4te + N 7te 8te + O 9te + P 10te

+ e′ + h′ − f′ − e′ − d′ − c′ − b′ − a′ + e′
+ 4 + A − 4 + 1 − B + 1 − A − 1 |
− O − N 11te

+ e′ + h′ + b′ + c′ − g′ − e′ + a′ − f′ − e′ − d′ − c′ − b′ − a′
+ 4 + A − 1 + B − 4 + 1 + A − 4 + 1 − B + 1 − A − 1 |
− P − O − N 12te

Werden weiter die gleichartigen Gruppen zu Elementen fünfter Ordnung vereinigt, so erhalten wir 3 positive und 3 negative, N, O, P, welche zugleich mit 2 positiven und 2 negativen Elementen dritter Ordnung den Faden aufbauen:

$$\underbrace{\overset{8te}{+ N} \,|\, \overset{9te}{+ O - 1} \,|\, +}_{+ I} \overset{10te}{P - 1} \,|\, + 4 \underbrace{- O - N}_{+ II} \overset{11te}{} \,|\, + 4 \underbrace{- P + 1 - O - N}_{- I} \overset{12te}{} \,|$$

Endlich gelangt man zu den Elementen sechster Ordnung I und II und damit zur engsten Begrenzung der drei grossen Gruppen, welche in jedem Falle nachgewiesen werden können:

$$19)\quad \overset{10te}{(+ I - 1)} \,|\, \overset{11te}{(+ 4 + II)} \,|\, \overset{12te}{(+ 4 - I} \,|$$

Setzt man hierin für — 1 und + 4 die entsprechenden Elemente erster Ordnung, so findet man die Elemente der ersten und der dritten Gruppe in symmetrischer Anordnung der Art, dass von den freien Enden des Fadens aus, gleiche Stellen durch gleiche Elemente mit gleichen Zeichen besetzt sind, mit alleiniger Ausnahme der Schlussschale der ersten und der Anfangsschale der dritten Gruppe, welche ungleiche Zeichen besitzen.

Von den 2a + 3b Zellen[1]) der *n*ten Theilung enthält die erste Gruppe so viel, als die *n* — 2te Theilung im Ganzen, oder zwei aufeinander folgende Gruppen der *n* — 1ten, also a + b; auch entspricht dieselbe in der Zusammensetzung genau den *n* — 2 ersten Theilungen. Anfang- und Schlussschale dieser Gruppen haben gleiche Zeichen. Die dritte Gruppe wiederholt die erste in umgekehrter Folge, ausgenommen die Schlussschale; Anfang- und Schlussschale dieser Gruppe haben daher ungleiche Zeichen. Die Anfangschale der ersten und die Schlussschale der dritten Gruppe dagegen haben wiederum gleiche Zeichen.

---

1)		Erste	Mittel-	Dritte Gruppe		Zellenzahl
n — 3te	=	b — a	2a — b	b — a	=	b
n — 2te	=	a	b — a	a	=	a + b
n — 1te	=	b	a	b	=	a + 2b
*n*te	=	a + b	b	a + b	=	2a + 3b
n + 1te	=	a + 2b	a + b	a + 2b	=	3a + 5b

In der $n$ten Theilung müssen daher zunächt $2(a+b)-1$ Schalen, von den freien Enden des Fadens aus gezählt, in dem angedeuteten Sinne symmetrisch angeordnet sein, die $2(a+b)$ten Schalen dagegen sind unsymmetrisch.

Die Mittelgruppe enthält so viel Zellen als die $n-3$te oder die $(n-1)-(n-2)$te Theilung, also $(a+2b)-(a+b)=b$; sie stimmt im Bau mit der dritten Gruppe der $n-1$ten Theilung überein, Anfang- und Schlussschale haben daher ungleiche Zeichen.

Jede dieser Gruppen lässt sich nun wieder in analoge drei Untergruppen zerlegen, da ja Zellenzahl und Anordnung einem vollständigen Faden jüngerer Generation im Wesen entspricht.

Die Mittelgruppe zerfällt in die drei Untergruppen

$$b-a;\ 2a-b;\ b-a.$$

Auf die mit ungleichen Zeichen versehenen, also in unserem Sinne unsymmetrischen Anfangs- und Schlussschalen dieser Gruppe folgen analog der ersten und dritten Gruppe daher jederseits zunächst $2(b-a)-2$ symmetrisch angeordnete Schalen und alsdann die Schlusschale der ersten und die Anfangsschale der dritten Untergruppe mit ungleichen Zeichen.

Zerlegt man fortschreitend die $2a-b$ Zellen enthaltende mittlere Untergruppe der Mittelgruppe in ihre drei Componenten:

$$5a-3b;\ 5b-8a;\ 5a-3b$$

und bestimmt die Symmetrie ihrer Elemente nach denselben Gesichtspunkten, u. s. f., so findet man in der $n$ten Theilung allgemein die Symmetrie der Elemente, von je einem freien Ende des Fadens bis zur Mitte, nach folgender Formel geordnet:

$$20)\quad \left[\underline{2(a+b)-1}+\substack{1\\ x}\right]+\left[\substack{1\\ x}+\underline{2(b-a)-2}+\substack{1\\ x}\right]+$$
$$+\left[\substack{1\\ x}+\underline{2(5a-3b)-2}+\substack{1\\ x}\right]+\left[\substack{1\\ x}+\underline{2(13b-21a)-2}+\substack{1\\ x}\right]+$$
$$+\left[\substack{1\\ x}+\underline{2(89a-55b)-2}+\substack{1\\ x}\right]+\ \ldots\ldots$$

Wird der symmetrische Theil eines Gliedes $=0$, dann folgen bis zur Fadenmitte $2a+3b$, nur noch unsymmetrische Elemente, deren aber nie mehr als noch 3, nie weniger als noch 1 sein können. In der Mitte des Fadens liegt daher stets eine Gruppe von 4, 6 oder

8 unsymmetrischen Schalen. In Fäden mit ungerader Zellenzahl, in denen eine Mittelzelle vorhanden, sind die Schalen dieser Zelle nicht mehr lediglich bezüglich ihrer Zeichen, sondern auch hinsichtlich der Gürtelband-Bedeckung, *f* und *u*, unsymmetrisch.

Diese empirisch gefundene Formel kann auch analytisch entwickelt werden, doch wird um so mehr auf eine solche Ableitung verzichtet werden dürfen, als dieselbe mit Schwierigkeiten verknüpft ist.

Die Tabelle am Schluss zeigt die Symmetrie-Verhältnisse der Fäden in den ersten 12 Theilungen, bis zur Mitte; auch in diesem Falle schreiten die Glieder nach recurrenten Reihen fort. In der ersten Reihe 3, 5, 9, 15, 25 . . . ist jedes Glied gleich der Summe der beiden vorangehenden + 1, in der folgenden gleich der Summe der beiden vorangehenden + 2.

Die Verfolgung der unsymmetrischen Elemente in den vorangegangenen Theilungsperioden an dem Schema Taf. 16 ergiebt ferner die interessante Thatsache, dass jede Schale, welche bei ihrer Geburt unsymmetrisch gestellt wurde, im Laufe aller späteren Theilungsperioden auch unsymmetrisch gestellt bleibt.

Mit Hülfe der aufgestellten Schemata sind wir nunmehr in der Lage, jeden beliebigen Fadenabschnitt *n*ter Theilung nach seinen Elementen festzustellen, in vielen Fällen aber auch umgekehrt, ein beobachtetes Fadenfragment sicher zu bestimmen. Zu diesem Zweck empfiehlt sich zunächst das Schema Nr. 18 durch die 8 positiven und 8 negativen Untergruppen, welche an sich charakteristische Fadentheile von 21—26 Zellen Länge, in ihrer gegenseitigen Stellung unter Umständen sichere diagnostische Merkmale bieten. Bis zur 12ten Theilung sind z. B. vorhanden:

Untergruppe	a'	+ 2 mal	— 4 mal
-	b'	+ 2 -	— 3 -
-	c'	+ 2 -	— 3 -
-	d'	+ 1 -	— 2 -
-	e'	+ 4 -	— 3 -
-	f'	+ 1 -	— 2 -
-	g'	+ 1 -	— 1 -
-	h'	+ 2 -	— 0 -

Mit Berücksichtigung der Nachbargruppen bieten sich daher der Bestimmung eines Fadenstücks mancherlei Wahrscheinlichkeiten. Bei kleineren Fragmenten sind die vorangehenden Schemata Nr. 17 heranzuziehen, indess ohne gleich günstige Aussicht auf Erfolg; wenn jedoch Fadentheile vorliegen, welche Grenzen benachbarter Untergruppen einschliessen, wird die Wahrscheinlichkeit grösser.

Die directen grösseren Tochterzellen der Urmutterzelle haben deren Grösse und bilden die Zellen der Ordnung α, deren daher nur je eine, die Anfangszelle, in jeder Theilung enthalten sein kann.

Die $n$te Theilung enthält

1 Zelle der Ordnung α.

Die Urmutterzelle und deren directen grösseren Tochterzellen bilden bei jeder Theilung je eine um den doppelten Durchmesser der Gürtelbandmembran $= 2\gamma$ kleinere Tochterzelle, s. übrigens die Bemerkungen p. 234. Die Zahl der Zellen von der Grösse β schreitet daher mit den Theilungsperioden nach der Einerreihe fort.

Die $n$te Theilung enthält

n Zellen der Ordnung β.

Von den $n-1$ β der $n-1$ten Periode geht eins, als neu gebildete kleinere Tochter unverändert in die $n$te Periode, die übrigen $n-2$ β erzeugen in der $n$ten eben so viele kleinere Tochterzellen, welche, um 4γ kleiner als die Urmutterzelle, der Ordnung γ angehören. Von den $n-2$ β der $n-2$ten Periode ging eins unverändert in die $n-1$te, die übrigen $n-3$ β erzeugten in der $n-1$ten eben so viel kleinere Tochterzellen der Grösse γ, welche als solche unverändert in die $n$te übergehen. Auf dieselbe Weise stammten aus der $n-3$ten in der $n-1$ten, $n-4$ alte γ, welche in der $n$ten eben so viele grössere Tochterzellen gleicher Grösse γ, bilden. Wir erhalten daher die Reihe

$$n-2+n-3+n-4\ldots.+3+2+1$$

und wenn wir die Reihe summiren, finden wir in der $n$ten Theilung

$$S = \frac{(n-1)}{1}\cdot\frac{(n-2)}{2},$$ Zellen von der Grösse γ.

Für $n = 3$ ist $S = 1$, d. h. die Reihe der Zellen von der Grösse γ

beginnt in der dritten Theilung mit 1 und steigt in den folgenden mit der Reihe der figurirten Zahlen[1]) zweiter Ordnung 1, 3, 6, 10, 15 . . .

Die als kleinere Tochterzellen der $n-2$ten unverändert in die $n-1$te übergegangenen $n-4$ γ, bilden in der $n$ten eben so viele kleinere Tochterzellen der Ordnung δ. Die als kleinere Tochterzellen der $n-3$ten unverändert in die $n-2$te übergegangenen $n-5$ γ, bilden in der $n-1$ten eben so viel grössere Tochterzellen γ und kleinere Tochterzellen δ. Die grösseren γ bilden in der $n$ten neue $n-5$ kleinere Tochterzellen δ und die in der $n-1$ten gebildeten $n-5$ kleineren Tochterzellen δ gehen aus dieser in die $n$te über; zusammen $2(n-5)\ \delta$. Die als kleinere Tochterzellen der $n-4$ten in die $n-3$te übergegangenen $n-6$ γ, bilden in der $n-2$ten kleinere Tochterzellen δ, welche unverändert in die $n-1$te übergehen und in der $n$ten eben so viele gleiche grössere Tochterzellen erzeugen. Zugleich bildeten sie in der $n-2$ten eben so viele grössere Tochterzellen γ, welche der $n$ten $2(n-6)$ zuführen müssen; zusammen $3(n-6)\ \delta$. In derselben Weise werden aus früheren Theilungen der $n$ten $4(n-7)$, $5(n-8)\ldots$ einverleibt. Hieraus ergiebt sich die Reihe:

$$1(n-4)+2(n-5)+3(n-6)+4(n-7)+\ldots.$$
$$+(n-5)\,.\,2+(n-4)\,.\,1.$$

Setzt man in dieser Reihe $n-4=a$ und entwickelt die Differenzreihen, so erkennt man die Reihe als eine arithmetische zweiter Ordnung mit der beständigen Differenz -2. Die Summirung der Reihe ergiebt in der $n$ten Theilung

$$S=\frac{(n-4)\,.\,(n-3)\,.\,(n-2)}{1\,.\,2\,.\,3}$$ Zellen von der Grösse δ.

Für $n=5$ ist $S=1$, d. h. die Reihe der Zellen von der Grösse δ beginnt in der fünften Theilungsperiode mit 1 und steigt

1) Die Glieder einer arithmetischen Reihe $r$ter Ordnung, in welcher das erste Glied $=1$ und für welche jedes Glied der $r$ten Differenzreihe $=1$ ist, bilden die figurirten Zahlen der $r$ten Ordnung. Behm, G.: Mathematische Formeln, p. 56. In den Reihen der figurirten Zahlen ist die Reihe der natürlichen Zahlen die erste Ordnung und allgemein die $p$te Zahl der $r$ten Ordnung

$$=\frac{p\,(p+1)\,.\,.\,.\,.\,(p+r-1)}{1\,.\,2\,.\,.\,.\,r}.$$

in den folgenden mit der Reihe der figurirten Zahlen dritter Ordnung 1, 4, 10, 20, 35 . . . .

Fahren wir fort in derselben Weise die Grösse der Zellen abzuleiten, so ergiebt sich, dass die in die $n - 4$te als kleinere Tochterzellen übergegangenen $n - 6$ γ, der $n$ten je eine Zelle von der Grösse ε, die $n - 7$ γ der $n - 5$ten, je 3 ε, die $n - 8$ γ der $n - 6$ten, je 6 ε u. s. f. zuführen. Wir bilden daher die Reihe

$$1(n-6) + 3(n-7) + 6(n-8) + 10(n-9) + \dots$$
$$+ (n-7) \cdot 3 + (n-6) \cdot 1$$

Diese Reihe ist eine arithmetische Reihe dritter Ordnung mit der beständigen Differenz — 3.

In der $n$ten Theilung befinden sich daher

$$S = \frac{(n-6) \cdot (n-5) \cdot (n-4) \cdot (n-3)}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$$ Zellen von der Grösse ε.

Für $n = 7$ ist $S = 1$, d. h. die Reihe der Zellen von der Grösse ε beginnt in der siebenten Theilungsperiode mit 1 und steigt in den folgenden mit der Reihe der figurirten Zahlen vierter Ordnung 1, 5, 15, 35, 70 . . . .

21) In der $n$ten Theilung finden wir im Ganzen:

$$1\alpha + \frac{n}{1}\beta + \frac{n-1 \cdot n-2}{1 \cdot 2}\gamma + \frac{n-2 \cdot n-3 \cdot n-4}{1 \cdot 2 \cdot 3}\delta +$$
$$+ \frac{n-3 \cdot n-4 \cdot n-5 \cdot n-6}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}\varepsilon +$$
$$+ \frac{n-4 \cdot n-5 \cdot n-6 \cdot n-7 \cdot n-8}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5}\zeta + \dots$$
$$\dots + \frac{n-(r-2) \cdot n-(r-1) \dots n-(2r-4)}{1 \cdot 2 \dots r-1}\xi$$

Eine elementare Summenformel für diese Reihe kann ich nicht aufstellen; vermuthlich ist die Reihe überhaupt nicht oder nur durch Integration zu summiren. Da aber die gesuchte Summe gleich ist der Gesammtzahl der Zellen $n$ter Theilung, welche nach unserer Hauptreihe unter Nr. 14 fortschreiten und das $r$te Glied derselben leicht zu finden ist, s. p. 264, so kann die Summirung entbehrt werden.

Unter dem Gesetze ununterbrochener simultaner Zweitheilung regeln sich die Grössenverhältnisse der Zellen, wie schon erwähnt,

nach den Coëfficienten der Binomialreihe und die Vermehrung im Ganzen nach deren Summe, $S = 2^n$. Auch in diesem Falle schreiten die einzelnen Glieder mit wachsendem n nach den Reihen der figurirten Zahlen fort. Die Gliederzahl der Binomialreihe ist $= n + 1$ und die $r$te Ordnung figurirter Zahlen mit derem ersten Gliede $= 1$ die Reihe schliesst, ist die $n$te. Fortgesetzte simultane Zweitheilung erzeugt daher Zellen von $n + 1$ verschiedenen Grössen absteigender Richtung, deren kleinste um $2\ n\ \gamma$ kleiner als die Urmutterzelle ist.

Unsere Reihe dagegen hat nur $\frac{n}{2} + 1$ bei geradem und $\frac{n+1}{2} + 1$ Glieder bei ungeradem n; die $r$te Ordnung figurirter Zahlen mit derem zweiten Gliede bei geradem n die Reihe schliesst, ist $\frac{n}{2}$ und mit derem ersten $= 1$ bei ungeradem n die Reihe schliesst, ist $\frac{n+1}{2}$. Die Theilung nach unserem Gesetze erzeugt daher Zellen von nur $\frac{n}{2} + 1$ bezw. $\frac{n+1}{2} + 1$ verschiedenen Grössen, deren kleinste nur um $n\ \gamma$, bezw. $(n + 1)\ \gamma$ kleiner ist als die Urmutterzelle.

Bei dem Gesetze simultaner Zweitheilung setzt daher die $r$te Ordnung figurirter Zahlen mit dem $n + 1$ten Gliede bei der $r = n$ten Theilung ein; bei unserem Gesetze dagegen mit dem $\frac{n+1}{2} + 1$ten Gliede bei der $2\ r - 1 = n$ten Theilung.

Im ersten Abschnitt sind die Wirkungen des Gesetzes an Beispielen erläutert worden, s. p. 240 ff.

---

4. Unregelmässiger Fadenaufbau.

Bei dem Umstande, dass die Dauer der Theilungen, der Zeitabschnitt von Vollendung der einen bis zum Abschluss der folgenden, bei den grösseren und kleineren Tochterzellen eine verschiedene ist, deren jede genau eingehalten werden muss, wenn anders nicht

Störungen in der regelmässigen Entwickelung des Fadens eintreten sollen, kann es nicht auffallen, dass völlig regelmässig entwickelte Fäden von grosser Zellenzahl kaum je angetroffen werden. Die regelmässige Folge der Elemente wird mehr oder weniger häufig durch überzählige oder mangelnde Glieder unterbrochen; Fragmente indess bis 20 Zellen aus verschiedenen Regionen kommen oft völlig regelmässig entwickelt vor.

Die Fadenformel eines beobachteten Fragments von 38 Zellen enthält Taf. 18; eine Vergleichung mit der regelmässigen Formel Taf. 16 kennzeichnet dasselbe als den Anfang oder den Schluss eines Fadens von jedenfalls mehr als sieben Theilungen. An drei Stellen ist ein Minus, an zwei ein Plus zu erkennen. Die Rückwärtsconstruction erweist, dass in den drei vorausgegangenen Generationen jedesmal die achte Zelle, vom Beginn an gerechnet, den Ausfall veranlasste; diese, obgleich grössere Tochterzelle, theilte sich nicht in der folgenden Generation, sondern übersprang dieselbe. Die unterbliebene Theilung musste in der $n + 1$ten den Ausfall der Mittelzelle eines Drillings, in der $n + 2$ten den einer Drillingszelle, in der $n + 3$ten den eines einfachen Zwillings veranlassen. Leider ist die Gliederzahl zu gering, um zu constatiren, ob auch in den weiter zurückliegenden Perioden dieselbe Unregelmässigkeit stattgefunden, welche alsdann zwischen den Zellen 46 und 50 des regelmässigen Fadens den Ausfall einer Drillingsgruppe, zwischen den Zellen 75—81 den eines Drillings und eines Zwillings u. s. f. bewirken müsste.

Aehnliche, mehr oder weniger regelmässig auftretende Abweichungen von der gesetzmässigen Entwickelung habe ich auch an anderen Fäden beobachtet und ich wies daher schon im ersten Abschnitt, s. p. 242, auf diese bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten hin, deren genauere Kenntniss vielleicht wesentliche Modificationen des Gesetzes ergiebt; besonders dürfte von der Untersuchung der Fäden geringeren Durchmessers als Producte vielfach vorangegangener Theilungen entscheidende Auskunft über diese Verhältnisse zu erwarten sein.

Die beiden überzähligen Zellen des Fragments sind, wie Taf. 18 unmittelbar zeigt, durch verfrühte Theilung kleinerer Tochterzellen der beiden vorangehenden Perioden entstanden.

Das auf Taf. 15 Fig. 6 abgebildete Fragment ist das Ende eines Fadens 6ter oder 9ter Theilung:

$\pm D_1 \quad \mp Z_1 \quad \mp D_4 \qquad \pm D_2$

| *fuufuf fu uf fu fuuf* | ↑ *fu uf uf*

6te ∓ 2 5te → 9te

$-(+D_1 - Z_2)$

Der Ausfall einer Drillings- und einer Zwillingsgruppe entstand durch verzögerte Theilung der grösseren Tochterzelle *fu* in der $n - 5$ten Periode.

Ueberspringt eine kleinere Tochterzelle mehr als eine Generation, so giebt sie in der $n + 3$ten Veranlassung zu einer eigenthümlichen Vierlingsgruppe, indem sie einem Drilling vor- oder nachgeschoben wird. Derartige Bildungen habe ich verhältnissmässig selten gefunden, Taf. 15 Fig. 7 zeigt einen solchen Fall. Die Formel de Fragments ist:

$+Z_1 \quad -D_3 \qquad +D_1 \quad -Z_1 \quad -D_2$

fu ↑ *fufuuf* | *fuufuf fuuf fufuu*

$-$ *uf* 7te ←

Dasselbe erweist sich als ein Fadenstück aus der Grenzregion der 7ten und 8ten Theilung; die Zelle *fu*, als kleinere Tochterzelle, ging ungetheilt aus der $n - 2$ten in die $n - 1$te Periode über; in dieser hätte sie zur Mutterzelle werden und in der $n$ten einen einfachen Zwilling bilden müssen; sie passirte aber auch die $n + 1$te ungetheilt, veranlasste den Ausfall der Zelle *uf* und erscheint daher in der $n$ten vor einem Drilling. Ein anderer Fall einer Vierlingsbildung wird p. 286 erörtert werden.

uf

fu *uf*

fu *fu* *uf*

fu ↑ *fu* *fuuf*

$-$ *uf*

Die folgende Formel erkennt man als das Fragment eines Fadens von wenigstens 9 Theilungen:

$-D_4$ $+D_1$ $-Z_2$ $+D_2$ $+Z_1$ $-D_1$

fuuf fuuf fuuf fuuf fuuf fuuf fuuf fuuf fufuuf

$+3$ $+5$ -1

\+ + + ⟶ 8te

$+D_3$ $-Z_1$ $-D_2$ $+Z_2$

fuuf fuuf fu fu uf fu fu fuuf fu uf uf

$+4$ -6

\+ + + +

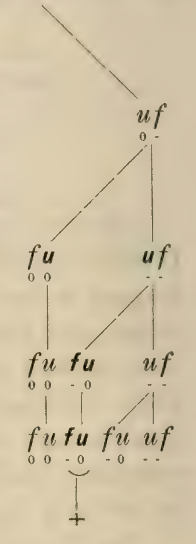
Die drei ersten Unregelmässigkeiten entstanden in der *n* — 1ten Theilung; die kleineren Tochterzellen von drei nebeneinanderliegenden Gruppen theilten sich verfrüht und schoben anstatt drei Drillingszellen, drei irreguläre Zwillinge in den Faden. Auch das vierte Plus entstand in der *n* — 1ten Periode in gleicher Weise. Die beiden begrenzenden *f* der überzähligen Zwillingsgruppen sind die alten Elemente der kleineren Tochterzellen, welche aus der *n* — 1ten unverändert hätten übergehen müssen und deshalb stören die Zeichen der beiden *u* dieser Zwillinge den regelmässigen Verlauf.

Der Ursprung der drei letzten Unregelmässigkeiten muss dagegen in früheren Perioden gesucht werden.

Die fünfte und die siebente entstanden wie die vorigen, doch war es eine kleinere Tochterzelle der *n* — 2ten Periode, welche sich verfrüht theilte. Dadurch wurde in der *n* – 1ten ein irregulärer Zwilling gebildet, der sich dann gesetzmässig weiter entwickelte, d. h. dessen kleinere Tochterzelle ging unverändert als Drillingszelle in die *n*te Periode über, die grössere theilte sich. In dem auf solche Weise erzeugten irregulären Drilling ist die Mittelzelle überzählig. Die Entwickelung ist analog derjenigen, des auf Taf. 18 dargestellten Plus der Zelle *fu*.

Das sechste überzählige Glied endlich hat durch seine Stellung einen jener oben erwähnten Vierlinge zur Folge. Die Veranlassung gab eine kleinere Tochterzelle der *n* — 3ten, welche sich ungesetzmässig theilte. Die kleinere Tochterzelle der dadurch in der *n* — 2ten entstandenen irregulären Zwillingsgruppe ging dann unverändert, nicht sowohl in die *n* — 1te, sondern auch in die *n*te über, während sich

die grössere gesetzmässig weiter entwickelte, d. h. in der *n*ten einen Drilling bildete, dem jene ungetheilt gebliebene Zelle sich vorschob. Dadurch, dass dieselbe auch während der letzten Periode ungetheilt blieb, wurde der Fehler ihrer frühen Geburt zwar corrigirt, doch ist sie nach links durch die überzählige in der $n-1$ten entstandenen Zelle verdrängt worden, welche als kleinere Tochterzelle regelrecht ungetheilt in die *n*te überging.



Dieser Fall unterscheidet sich von der p. 284 besprochenen Vierlingsbildung dadurch, dass hier die Zelle $\underset{0\,-}{uf}$ als k l e i n e r e Tochterzelle in der $n+3$ten gesetzmässig eine Drillingsgruppe, dort die Zelle $\underset{-\,0}{uf}$ als g r ö s s e r e Tochterzelle gesetzmässig eine Zwillings- + Drillingsgruppe hätte bilden müssen. Hier entstand der Vierling daher durch eine überzählige, dort durch den Mangel einer Zelle. Das Plus oder das Minus im Faden entscheidet über die Eigenschaft der die Unregelmässigkeit veranlassenden Zelle als kleinere oder grössere Tochterzelle.

nach Theilung	Der Faden besteht											Der Faden ist vermehrt										Der Faden enthält Zellen von der Grösse der Ordnung							Symmetrie-Verhältnisse der Schalen-Stellung bis zur Fadenmitte; die mit × versehenen stehen unsymmetrisch	In d. Mitte des Fadens befindliche unsymm. stehende Schalen
	aus Zellen	u. zwar aus		aus den Elementen				aus den Zellen				um		um die Elemente				um Zellen												
		Z	D	f (-)	f (0)	u (-)	u (0)	fu (- -)	fu (0 0)	fu (- 0)	fu (0 -)	Z	D	f (-)	f (0)	u (-)	u (0)	fu (- -)	fu (0 0)	fu (- 0)	fu (0 -)	α	β	γ	δ	ε	ζ	η		
1	2	1	—	2	—	1	1	1	—	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	1 +	2(×) +
2	3	—	1	3	—	1	2	1	—	2	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	1 +	4(×) +
3	5	1	1	4	1	2	3	2	1	2	—	1	—	1	1	1	1	1	1	—	—	1	3	1	—	—	—	—	3 +	4(×) +
4	8	1	2	6	2	3	5	3	2	3	—	—	1	2	1	1	2	1	1	1	—	1	4	3	—	—	—	—	5 +	6(×) +
5	13	2	3	9	4	5	8	4	3	5	1	1	1	3	2	2	3	1	1	2	1	1	5	6	1	—	—	—	9 +	8(×) +
6	21	3	5	14	7	8	13	6	5	8	2	1	2	5	3	3	5	2	2	3	1	1	6	10	4	—	—	—	15 + 2(×) + 2	4(×) +
7	34	5	8	22	12	13	21	9	8	13	4	2	3	8	5	5	8	3	3	5	2	1	7	15	10	1	—	—	25 + 2(×) + 4	6(×) +
8	55	8	13	35	20	21	34	14	13	21	7	3	5	13	8	8	13	5	5	8	3	1	8	21	20	5	—	—	41 + 2(×) + 8	8(×) +
9	89	13	21	56	33	34	55	22	21	34	12	5	8	21	13	13	21	8	8	13	5	1	9	28	35	15	1	—	67 + 2(×) + 14 + 2(×) + 2	4(×) +
10	144	21	34	90	54	55	89	35	34	55	20	8	13	34	21	21	34	13	13	21	8	1	10	36	56	35	6	—	109 + 2(×) + 24 + 2(×) + 4	6(×) +
11	233	34	55	145	88	89	144	56	55	89	33	13	21	55	34	34	55	21	21	34	13	1	11	45	84	70	21	1	177 + 2(×) + 40 + 2(×) + 8	8(×) +
12	377	55	89	234	143	144	233	90	89	144	54	21	34	89	55	55	89	34	34	55	21	1	12	55	120	126	56	7	287 + 2(×) + 66 + 2(×) + 14 + 2(×) + 2 +	4(×) +

Erklärung der Figuren-Tafeln.

Die Abbildungen sind, mit Ausnahme der schematischen Figuren, mit Hülfe der Camera lucida gezeichnet und daher in Bezug auf die Maassverhältnisse genau. Die beigesetzten Vergrösserungsziffern beziehen sich auf die Systeme homogener Immersion $^1/_{12}$" Zeiss und $^1/_8$" Seibert, combinirt mit den Ocularen Zeiss II—IV und auf einen Abstand von ca. 28 cm.

Tafel XIV.

In sämmtlichen Figuren dieser Tafel bedeutet:

a die Mantelmembran der Schale,
b den Verdickungsring am Gürtelbandrande der Schale,
c die Falten (Fasern) auf dem Deckeltheile (Discus) der Schale,
d die Projection der Leisten auf der Fläche des unteren Gürtelbandrandes der Schale,
e die Mantelmembran einer Gürtelbandhälfte; *e'* dieselbe, unteres Stück,
f convexe, verdickte Stellen des Gürtelbandmantels; *f'* concave, verdünnte Stellen, Längsfurchen, desselben,
g Projection der Falten (Leisten) auf dem umgebogenen Rande, Schalenrande, einer Gürtelbandhälfte.

Die Figuren 1—13 sind nach Präparaten in Monobromnaphtalin gezeichnet.

Fig. 1. Vergr. 470. Habituszeichnung einer Gruppe von fünf Zellen (1 Drilling und 1 Zwilling) aus der oberen und mittleren Einstellung combinirt. Die beiden Längslinien zur Seite der Mediane bedeuten Beugungsspectra.

Fig. 2. Vergr. 558. Fragment von zwei Zellen. Die beiden Schalen der oberen Zelle ohne Verdickungsring; von der unteren Zelle ist nur eine Schale mit Verdickungsring *b* vorhanden. Beide Gürtelbandhälften mit Ansatzstücken *e'*, das Ansatzstück der oberen Gürtelbandhälfte ist bis zum Rande des Verdickungsringes der abgewendeten Schale ausgewachsen. Die Längsfurchen des Gürtelbandes überlagern bei der oberen Zelle die Areolen der umschlossenen Schale.

Fig. 3. Vergr, 760. Fragment einer Schale mit Verdickungsring und unvollständiger Gürtelbandhälfte. Der Bruch des Verdickungsringes überragt seitlich den Bruch der Schalenmembran; auf dem überstehenden Stück befindet sich die gleiche Areolirung wie auf der Mantelmembran; die Bruchkante des Verdickungsringes ist gezackt.

Fig. 4. Vergr. 1392. Fragment einer Schale von innen. Die äussere Lamelle der Mantelmembran überragt bei *a'* die innere. Auf dem überstehenden Stück sind die Reste der Netzleisten der polygonalen Hohlräume sichtbar; die Bruchkante ist gezackt. Der Verdickungsring *b* ist an der rechten Seite abgebrochen.

Fig. 5. Vergr. 760. Die äussere und innere Lamelle der Mantelmembran, sowie der Verdickungsring zeigen verschiedenen Bruch.

Fig. 6. Vergr. 1392. Fragment der Kante von Discus und Mantel. Die radialen Falten des Discus erscheinen hier im Querschnitt als hohe fingerförmige Zacken; sie gehen mit breiter Basis, etwas unterhalb der eigentlichen Umbiegungskante, in die Mantelmembran über.

Fig. 7. Vergr. 760. Wie Fig. 6.

Fig. 8. Vergr. 1392. Gürtelbandfragment mit den Längsfurchen f' und sehr zarter Streifung.

Fig. 9. Vergr. 1392. Untere Fläche des Schalenrandes mit den radialen Leisten d, und obere Fläche des Gürtelbandrandes mit ihren radialen Falten g, in situ.

Fig. 10. Vergr. 760. Centrum des Discus mit Grübchen. Die radialen Falten verlaufen theilweise mit gabelig getheilten Enden.

Fig. 11. Vergr. 760. Fragment eines Discus; die obere Lamelle desselben ist radial gefaltet. Die Falten nehmen in centrifugaler Richtung an Höhe und Breite zu und ragen theilweise über den Bruch der unteren Lamelle hervor.

Fig. 12. Vergr. 558. Fragment eines Discus mit unregelmässigen zarten Fältelungen.

Fig. 13. Vergr. 760. Umbiegungskante von Discus und Mantel, mit den zungenförmigen Enden der radialen Falten, welche in der Projection auf der Gürtelbandansicht, Fig. 6, 7, als fingerförmige Zacken erscheinen.

Fig. 14. Ideale perspectivische Ansicht einer Schale und einer Gürtelbandhälfte.

Fig. 15. Idealer Längsschnitt.

Fig. 16. Projection des Netzleistensystems der Mantel-Areolen; zwei unter ca. 80° sich schneidende Liniensysteme mit verdickten Knotenpunkten, welche alternirende geradlinige Reihen länglicher Octogone bilden.

Tafel XV.

Die Figuren 6 und 7 sind nach Präparaten in Olivenöl, 8 und 9 in Canadabalsam, gezeichnet.

Die blauen Linien der schematischen Figuren bedeuten Schalen-, die rothen Gürtelbanddurchschnitte.

f = freie, u = umschlossene Schale, s. p. 237.

Fig. 1—4. Schema der Entwickelung eines Zwillings, einer Drillingsgruppe durch Theilung der grösseren Tochterzelle des Zwillings, einer Gruppe von vier Zellen durch simultane Zweitheilung.

Fig. 5. Schema eines Fadens von Melosira arenaria nach 5 Theilungen, mi den marginalen Verdickungsringen und Bezeichnung der zeitlichen Entstehung der Schalen durch Ziffern, welche die verschiedenen Theilungen anzeigen.

Fig. 6. Vergr. 470. Randbegrenzungen eines Fadenstücks von Melosira arenaria. Bei a stehen sich die freien Ränder der Gürtelbandhälften unmittelbar gegenüber und geben Veranlassung zu Pseudoquerstrichen, welche leicht für die Randcontur eines Verdickungsringes gehalten werden können. b kurze Gürtelbandhälften, c lang ausgewachsene Gürtelbandhälften, deren freier Rand dem Rande des Verdickungsringes der abgewendeten Schale unmittelbar gegenübersteht.

Fig. 7. Vergr. 470. Fadenstück von Melosira arenaria bei mittlerer Einstellung, zur Demonstration der Randbegrenzungen.

Fig. 8. Vergr. 470. Fadenstück von Melosira nummuloides mit Drillingsgruppen, bei a.

Fig. 9. Vergr. 470. Drillingsgruppe von Melosira Borrerii.

Tafel XVI und XVII

erläutern die im dritten Abschnitt gegebenen Entwickelungen; vergl. besonders p. 264 und 266.

Tafel XVIII

illustrirt die im vierten Abschnitt dargestellten Abweichungen vom regelmässigen Fadenaufbau; vergl. auch p. 242.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes Band XIV.

Blattzipfel ebenso gebildet werden, wie die Indusien vom sorustragenden Fruchtblattzipfel der Filicinen. Wer hingegen das Hauptgewicht auf das entwickelungsgeschichtliche Faktum legt, dass der Nucellus vom oberen Theile des Ovularhöckers selbst direkt dargestellt wird, für den ist freilich die natürlichste Auffassung die, dass die Integumente von dem zum Nucellus gewordenen Makrosporangium selber erzeugt werden, mithin, wenn man auch noch alle Sporangien für morphologisch gleichwerthig hält, von den Farnindusien ihrem Ursprung nach gänzlich verschieden sind und eine phylogenetisch neue, bei den Gefässkryptogamen noch nicht vorhandene Bildung repräsentiren, wogegen die Farnindusien bei den Phanerogamen keine Homologa finden.

Die Anhänger dieser letzteren Ansicht befinden sich im Widerspruche mit den evidenten Thatsachen der Vergrünungsgeschichte (allgemeiner gesagt: Metamorphogenese), welche sie daher entweder ignoriren oder als morphologisch werthlos herabsetzen oder ihrer Ansicht gewaltsam accomodiren müssen.

Der vermeintliche Widerspruch zwischen der Entwickelungsgeschichte und den die Foliolartheorie des Ovulums fordernden Vergrünungsthatsachen besteht aber in Wirklichkeit gar nicht, der Schein eines solchen ist nur dadurch entstanden, dass man ohne Weiteres ein Sporangium aus einem polyangischen Sorus mit dem Ovulum verglichen hat. Nachdem aber das Ovulum nur ein Sporangium enthält, so gehörte es sich, dasselbe vor Allem mit den einzelnen randständigen Sporangien (monangischen Sori nach Prantl's Bezeichnung) gewisser Farne (namentlich der Schizaeaceen) zu vergleichen. Es ist Prantl's nicht geringes Verdienst, die Entwickelung der Sporangien (und bei Lygodium des Indusiums) der Schizaeaceen aufgeklärt und auf die Bedeutung der hierbei aufgedeckten Thatsachen für die richtige Deutung des Ovulums hingewiesen zu haben[1]). In den allgemeinen Schlussbetrachtungen seines unten citirten Werkes hat derselbe auf S. 153—155 den Vergleich des Ovulums mit einem „monangischen Sorus" der Schizaeaceen in

1) Siehe die „Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen". II. Heft. Die Schizaeaceen. 1881.

treffender Weise ausgeführt, wenngleich nicht alle dort entwickelten Vorstellungen sich als unanfechtbar erweisen werden.

Die Gleichsetzung der Integumente mit den Indusien liegt übrigens so nahe, dass sie auch schon früher ohne Rücksicht auf die noch unbekannte Entwickelung der Schizaeaceen und nur mit Bezugnahme auf die Vergrünungserscheinungen als unabweislich erkannt wurde, so von Warming in seiner Schrift „de l'ovule" und früher noch von mir in dem Artikel über die morphologische Bedeutung der Samenknospen (Flora 1874); ja das Indusium von Azolla ist nach Strasburger bereits von Griffith mit dem Integument des Eichens verglichen worden.

Ich habe bisher nur nebenbei in meinen Arbeiten über vergrünte Ovula die besagten Homologien berührt, nur für Azolla zuletzt etwas näher ausgeführt[1]). Eine allgemeine, tiefer in Einzelheiten eingehende und vergleichende Darstellung dieser Homologien ist aber bisher nicht unternommen worden. Doch scheint sie mir sehr wünschenswerth zu sein, um einestheils das Resultat der Vergrünungsgeschichte den Einwendungen der Genetiker gegenüber noch mehr zu befestigen und anderentheils einige Dunkelheiten, die jener Homologie bisher anhängen, aufzuhellen. So steht der allgemeinen Gleichsetzung der Integumente und Indusien die anscheinend allzu ungleiche Entstehung und Situirung der Indusien bei verschiedenen Farnen (z. B. bei Aspidium entgegen den Hymenophyllaceen) und zweitens der Umstand entgegen, dass zwei Indusien um denselben Sorus bei den Filicinen nicht vorkommen, daher das äussere Integument ohne alle Analogie bei den Kryptogamen zu sein scheint.

Meine Aufgabe zerfällt also in mehrere Theile, und zwar ist zunächst, wenn möglich, der wesentliche Zusammenhang zwischen den verschiedenen Indusialgebilden nachzuweisen, zweitens sind die correspondirenden Bildungen in den Anamorphosen des Eichens vorzuführen, woraus sich ergeben wird, ob für das äussere von zwei Integumenten ein homologer Theil bei den Filicinen existirt oder nicht; drittens kann ich auf ganz analoge Bildungen in einem anderen Bereiche von Organen, nämlich von Laubblättern, der näheren

---

1) Botanisches Centralblatt. 1882, No. 22. Vergrünungsgeschichte der Eichen von Aquilegia. S. 15 ff.

Erläuterung wegen hinweisen. In einem vierten Abschnitt wird sich dann eine einheitliche und erschöpfende Darstellung der Homologien des Ovulums und der generativen Blattorgane der Filicinen ergeben, worauf in einem fünften die Homologien bei den übrigen Gefässkryptogamen und in einem sechsten das Verhältniss des gymnospermen Eichens zum angiospermen zu besprechen, in einem siebenten endlich die Homologien des Sporophylls und des Staubblattes zu entwickeln sein werden.

I. Die Indusien der Gefässkryptogamen.

Ein becherförmig geschlossenes, vom ganzen Endtheile des Fruchtblattzipfels (wenn wir vom Receptaculum zunächst absehen) gebildetes Indusium von Trichomanes und ein unterständiges, trichomartig entstehendes, schildförmiges, die Sporangien von oben bedeckendes Indusium eines Aspidium sind so extreme Gebilde, dass sie, an und für sich betrachtet, gar keinen Vergleich zuzulassen scheinen, und doch ist unter gehöriger Berücksichtigung aller Zwischenformen ein sehr genauer Zusammenhang zwischen ihnen erkennbar.

An dem einen Endpunkt der Indusienreihe bieten die vollkommenste Entwickelung des Indusiums die Hymenophyllaceen und von den Cyatheaceen die Gattung Thyrsopteris. Bei dieser ist das ganze Blättchen des fertilen Blattes auf ein gestieltes becherförmiges Indusium mit terminalem Receptaculum reducirt (Fig. 1), während bei den Hymenophyllaceen (Fig. 3) der basale Theil des Blattsegments noch blattartig entwickelt ist und der Blattsaum meist noch auf die beiden Flanken des Bechers sich hinauferstreckt. An Hymenophyllum schliesst sich zunächst an Dicksonia mit gleichfalls zweilappigem Indusium, nur mit dem Unterschiede, dass bereits der untere Lappen zarter ist als der obere und das ganze Indusium mehr nach der Blattunterseite gebogen, also dem Blattrande unter einem Winkel angesetzt erscheint. Dagegen lehnt sich Davallia (Fig. 4) nahe an Arten von Trichomanes (Fig. 3) an, indem die Mündung ringförmig bleibt. Aber auch da weicht die untere Wand des Bechers von der blattartigen oberseitigen Wand desselben ab,

ist zarter, obwohl mehrschichtig; besonders bemerkenswerth ist aber der Umstand, dass die obere Wand des Bechers, welche in die mit ihr gleichartige Blattfläche des Sporophyllzipfels übergeht, mit dem oberen Rande über den oberen Rand der unteren Wand ein wenig vorragt, so dass jene untere Wand wie eine aus der Unterseite des Blattzipfels hervorgewachsene oder ihr angeheftete Tasche erscheint. Diese unterseitige Wand allein entspricht dem blattunterständigen häutigen und einschichtigen Indusium oder dem Schleierchen (velum) der Polypodiaceen. So entstand zunächst der Schleier von Cystopteris (Fig. 5), indem die (allerdings seichte) Tasche vom Blattrande viel bedeutender als bei Davallia abgerückt, ist oder vielmehr, indem die obere blattartige Wand des Bechers beträchtlich blattzipfelartig über die untere schleierartige Wand hinaus entwickelt worden ist (was allerdings nicht im entwickelungsgeschichtlichen Sinne zu nehmen ist). Von dem Indusium von Davallia und Cystopteris lassen sich alle anderen blattunterseitigen Schleierbildungen ableiten.

Indem die Insertion des Schleiers, statt wie bei Cystopteris nach der Spitze des Blattzipfels zu concav zu sein, umgekehrt nach dieser Seite hin convex und nach abwärts concav sich bildet, so dass die die enge Bucht begrenzenden Theile der Rückseite des Schleiers sich berühren, entsteht die nierenförmige, in einer Bucht angeheftete Form von Nephrodium (Polystichum) (Fig. 6). Schon bei vielen Nephrodien ist diese Insertionslinie sehr kurz; wenn sie sich nun extrem verkürzt, wobei die nach unten umgebogenen Ränder verschmelzen, so entsteht das schildförmige, im Mittelpunkte angeheftete Indusium superum von Aspidium s. str. (Fig. 7). Durch diese Ableitung wird es auch verständlich, dass der Innenwinkel des Velum bei Cystopteris sich bei Aspidium um die ganze Basis des Schleiers ringförmig herumzieht, die Sporangien also auch rings um seine Basis entspringen und der Schleier selbst auf den Gipfel des Receptaculums gelangt. Mit der Streckung des sporangiumtragenden Nerven (des Receptaculums) tritt dann bei Asplenium, Scolopendrium eine halbseitige Ausbildung des bei Nephrodium vorhandenen Schleiers und Sorus auf nur einer Seite des Nerven ein. Athyrium filix femina zeigt oftmals sehr schön die phylogenetische Entstehung und morphologische Ableitung des Schleiers von Asplenium

aus dem Schleier von Nephrodium, wie dies die Fig. 8, 9, 10, verschieden gestaltete Indusien des Athyrium filix femina darstellend, statt aller Worte am besten demonstriren. Durch Verschmelzung der Sori und der wie bei Cystopteris situirten, jedoch mit gerader Linie inserirten Schleier geht der dem Rande eines grösseren Hauptabschnitts parallele, nach aussen offene Schleier von Lindsaya hervor.

Andererseits kann aber das Velum von Cystopteris seine Insertion nach aufwärts, d. h. zur Spitze des Blattzipfels hin ringförmig erweitern und mit den Rändern verschmelzend sackförmig sich schliessen (also ganz im Gegensatz zum Velum von Aspidium). Das blattunterständige Velum ist dann ebenso um den Sorus becherförmig entwickelt, wie das terminale (oder mit Rücksicht auf das eigentlich terminale Receptaculum subterminale) Indusium der Hymenophyllaceen. Bekannte Beispiele becherförmiger Schleier: Cyathea (Fig. 2), Diacalpe. Auch Woodsia und Hypoderris gehören dahin. Von diesem geschlossenen Velum abzuleiten ist dann jener unvollständige, dem Blattrande parallele Schleier, gleichsam nur der dem Blattzipfelende zugewandte Theil des geschlossenen Velum, welcher bei Cassebeera, und vom Blattrande entfernt, der Mittelrippe genähert bei Woodwardia auftritt. Durch Verschmelzung der ganzen Reihe von Sori von Woodwardia und ihrer Schleier erhalten wir den der Mittelrippe eines Hauptabschnitts parallelen langen Schleier von Blechnum.

Die blattunterständigen Indusien lassen sich also aus dem subterminalen, ihr Sorus aus dem terminalen Sorus ableiten; wir erkennen daher mit Prantl im terminalen Sorus und seinem Indusium die ursprünglichere Bildung, aus der der blattunterständige beschleierte Sorus durch Abschwächung des unterseitigen Theils des subterminalen Indusiums (Schleiers) und selbständigere Ausbildung des oberseitigen Theils (als Blattzipfel) hervorgeht. Die äusserste Reduktion des Schleiers auf ein Minimum wird z. B. bei Woodsia, Athyrium alpestre beobachtet, ein weiterer Schritt führt zum Schwinden der Hülle, zum nackten blattunterseitigen Sorus hin.

Wir haben bisher bei der vergleichenden Zusammenfassung und rationellen Ableitung der Indusien nur deren fertigen Zustand ins Auge gefasst, allein auch die Entwickelung bietet Vergleichspunkte

zum Verständniss der extremen Fälle. Hierbei muss ausser dem Indusium oder Velum auch der Sorus und dessen Receptaculum in Betracht gezogen werden. Nach Prantl's Untersuchungen ist das Receptaculum der Hymenophyllaceen auch entwickelungsgeschichtlich der Endtheil des Blattzipfels, um ihn bildet sich (ebenfalls aus den Randzellen des Blattabschnitts) das becherförmige Indusium. In gleicher Weise wird auch der Sorus von Davallia, Dicksonia, Cibotium terminal erzeugt, und um ihn das subterminale Indusium. Im Gegensatze dazu entstehen jedoch in anderen Fällen die Receptacula schon ursprünglich aus der Blattunterseite über dem Rücken oder dem Ende des Nerven, also zum Blattzipfel von Anfang an lateral, und auch das geschlossene Velum von Woodsia und Cyathea bildet sich um das Receptaculum in zum Blattzipfel lateraler Stellung. Hier also terminaler Sorus und subterminales Indusium, dort lateraler blattunterseitiger Sorus und unterseitiger seitlicher Schleier.

Allein dieser Gegensatz in der Stellung und Entwickelung wird vermittelt durch die Entwickelung bei gewissen Gattungen, deren Kenntniss wir ebenfalls Prantl verdanken, und dadurch werden Prantl's Beobachtungen besonders werthvoll und interessant.

Bei den Schizaeaceen nämlich, bei denen der Sorus durch ein einzelnes Sporangium vertreten ist, so dass dieses genau an Stelle des Receptaculums eines polyangischen Sorus erscheint, entstehen diese Sporangien ebenso terminal zum fertilen Blattzipfel wie das Receptaculum bei den Hymenophyllaceen und den anderen genannten Gattungen, allein die Sporangien bleiben nicht in ihrer, zu dem gemeinsamen Blattabschnitt, der sie trägt (Sorophor nach Prantl's Bezeichnung), randständigen Stellung, sondern rücken allmählich auf dessen Unterseite hin, indem sich zur selben Zeit auf ihrer Oberseite als Fortsetzung der Blattfläche ein neuer Blattrand oder über jedem einzelnen Sporangium ein neuer Blattzipfelendtheil bildet. Dieser Blattlappen (resp. ungetheilter Blattsaum) ist also lateral unter dem terminalen Sporangium entstanden, allein im fertigen Zustande stellt er nichtsdestoweniger eine blosse Fortsetzung des das Sporangium tragenden Blattzipfels dar und das ursprünglich terminale Sporangium ist in der That zum Blattzipfel lateral geworden und steht ebenso auf dessen Blattunterseite, wie die Sori der meisten Polypodiaceen.

Unter allen Gattungen der Schizaeaceen zeigt aber Lygodium die interessanteste Entwickelung, weil dieses ein Indusium besitzt, welches den übrigen Gattungen der Gruppe abgeht. Prantl hat nun gefunden, dass dieses Indusium ebenso wie dasjenige der Hymenophyllaceen ursprünglich ringförmig unter dem (das Receptaculum ersetzenden) Sporangium sich erhebt, dass aber später durch bevorzugtes Wachsthum der oberseitigen Indusienwand, welche über die unterseitige Wand des Indusiums in einen besonderen Blattzipfel auswächst, die unterseitige Wand mit dem Sporangium gleichsam nach der Blattunterseite abrückt und als ein wirklich blattunterständiger taschenförmiger Schleier sich ausbildet. Dieses Velum ist nun trotz der abweichenden Entwickelung doch völlig äquivalent dem gleich von Anfang auf der Blattunterseite hervorwachsenden Velum der Polypodiaceen, es zeigt sich, dass zwischen dem Indusium der Hymenophyllaceen und dem Velum der Polypodiaceen u. a. kein fundamentaler Gegensatz besteht, diese vielmehr als verschieden sich entwickelnde Modificationen desselben Organs betrachtet werden müssen.

Bemerkenswerth ist noch das zweiklappige Indusium von Cibotium. Es entsteht nach Prantl wie das von Dicksonia, allein, während in letzterer Gattung die obere Klappe auch erwachsen in der Verlängerung des Blattzipfels steht, so gelangt sie bei Cibotium ganz auf die Blattunterseite, indem der Blattzipfel oberseits über sie hinaus blattartig fortwächst (siehe z. B. Lürssen, med. pharm. Bot. S. 556; Payer, Bot. cryptog. Fig. 989). Zwischen dem geschlossenen Indusium von Cyathea und dem äquivalenten zweiklappigen von Cibotium besteht also ebenfalls wieder der entwickelungsgeschichtliche Unterschied, dass ersteres sammt Sorus gleich blattunterständig entsteht, letzteres aber in die nämliche Lage erst nachträglich gelangt. Thyrsopteris, Dicksonia, Cibotium, Cyathea aus derselben Familie bilden mithin eine zusammenhängende Reihe vom bleibend subterminalen Indusium zum ursprünglich blattunterständigen Indusiumbecher hin.

Endlich ist auch unter den Polypodiaceen unsere Pteris aquilina (Pteridium) nach Prantl entwickelungsgeschichtlich dadurch ausgezeichnet, dass deren reihenförmig zusammenfliessende Sori ursprünglich aus dem Blattrande entstehen und nachträglich durch seitlich

unter ihm stattfindendes Hervorwachsen eines neuen, definitiven, beschleiernden häutigen Blattrandes in blattunterständige Lage gelangen, während das Gros der Gattung Pteris gleich anfänglich unter dem Blattrande entspringende Sori besitzt.

Die besprochenen Unterschiede in der Entwickelungsweise des Sorus und seines Indusiums sind offenbar von geringerem systematischen Werthe, da sie sich in verschiedenen Familien der Farne wiederholen, ja in derselben Gattung (Pteris) zusammen auftreten können. Die Cypellosoreae Prantl's können somit nicht den Werth einer natürlichen systematischen Gruppe, sondern nur den Werth einer der Uebersicht der Entwickelungsarten dienlichen, übrigens aber künstlichen Eintheilung beanspruchen.

Es lassen sich die von Prantl erforschten Entwickelungserscheinungen dem Gesetz der zeiträumlichen Umkehrung[1]) subsumiren und sind ein neuer guter Beleg für die Giltigkeit desselben. In dem durch Lygodium u. s. w. repräsentirten Falle wird das Sporangium sehr frühzeitig und daher terminal zur Blattzipfelanlage angelegt; der Blattzipfel selbst wächst erst später aus und seitlich unterhalb des Sporangiums, doch stellt er als der kräftigere Theil sehr bald das Sporangium lateral; in dem sehr häufigen Falle der Polypodiaceen u. s. w. entsteht der das einzelne Sporangium ersetzende Sorus etwas später, daher gleich seitlich an dem bereits kräftiger entwickelten Blattzipfel. Im ersteren Falle ist also der Anlage nach das Sporangium terminal, der Endtheil des Blattzipfels lateral, im zweiten aber umgekehrt der letztere terminal und das Sporangium lateral. Ebenso wechselt mit der verschiedenen Kräftigkeit des Schleiers (oder der unterständigen Wand des ganzen becherförmigen Indusiums) auch dessen zeitliches und räumliches Verhältniss zum Blattzipfel (der oberseitigen Wand des Indusiumbechers). Bei den Hymenophyllaceen halten einander beide Theile in gleich kräftiger Bildung das Gleichgewicht, daher bilden sie sich auch gleichzeitig, — gleich nach Anlage der terminalen Columella, und bilden zusammen den beiderseits gleichartigen Becher; bei Lygodium ist es ursprünglich ebenso, aber bald überwiegt das Wachsthum des Blattlappens über das des Schleiers, der nun deutlich lateral zum Blatt-

1) s. meinen Artikel über terminale Ausgliederungen.

läppchen sich stellt; bei den Polypodiaceen aber ist von Anfang an der Schleier der schwächere, reducirtere Theil, daher entsteht er verspätet und gleich lateral unter dem terminalen Blattlappen. Es handelt sich hier überall nicht um verschiedene morphologische Werthe, sondern um wechselnde dynamische Verhältnisse.

Daher zeigt sich auch hier wieder, zu welchen unnatürlichen Auffassungen die Morphologie gelangt, wenn sie den anfänglichen (also entwickelungsgeschichtlich auszuforschenden) Gegensatz der lateralen und terminalen Anlage für so bedeutsam hält, dass sie danach die morphologischen Homologien beurtheilt. Die also lediglich auf Entwickelungsgeschichte basirte Morphologie muss den Blattzipfel und das Velum von Lygodium für total verschieden vom Blattzipfel und Velum z. B. bei Cystopteris ansehen, den Blattlappen von Lygodium für eine neue, weil seitliche, Sprossung am ursprünglichen Blattzipfel, während er doch offenbar nur der obere Theil des ganzen Blattzipfels ist. Ohne Kenntniss oder Beachtung des Gesetzes der zeiträumlichen Verkehrung kann die Entwickelungsgeschichte die richtige Einsicht, welche schon der fertige Zustand gewährt, in solchen Fällen nur trüben und verwirren, indem sie das wahrhaft Homologe als wesentlich verschieden erscheinen lässt. Erst bei vergleichender Behandlung entfaltet die Entwickelungsgeschichte ihren Werth, indem sie im Gegentheil das anscheinend weit Disparate nähert und verbindet.

II. Integumentbildungen normaler und verlaubender Ovula, verglichen mit den Indusialbildungen der Fiederblättchen der Farne.

Die Entwickelung des normalen Ovulums beginnt bekanntlich mit der Anlage des zum Ovularhöcker terminalen Nucellus, unter welchem zunächst, bisweilen gleichzeitig, ein Integument hervorsprosst, welches entweder als einzige Hülle besteht, oder welchem ein zweites äusseres Integument nachfolgt. Da nun der Nucellus einem Sporangium homolog ist, so folgt, dass zwischen der Bildung des Eichens und derjenigen des sporangiumerzeugenden Blattzipfels von Lygodium ebenfalls Uebereinstimmung besteht, denn das Spo-

rangium von Lygodium entsteht ebenso terminal zum Blattzipfel des Fruchtblattes wie der Nucellus zum Ovularhöcker und das Indusium wird in gleicher Weise um das Sporangium angelegt, wie das (einzige oder innere) Integument eines Ovulums um den Nucellus. Ebenso besteht Homologie zwischen dem Ovulum und dem Blattzipfel von Trichomanes, mit dem einzigen Unterschiede, dass hier statt einem Sporangium das sporangiumerzeugende Receptaculum gesetzt ist.

Diese Homologie ist, wie schon bemerkt, bereits von Prantl ganz richtig erkannt und hervorgehoben worden, und an derselben kann kein Machtspruch (wie der des Recensenten von Prantl's II. Theil der Vergl. Unters. in Bot. Ztg. 1882) etwas ändern.

Prantl bemerkt weiter im II. Theil der Vergl. Unters. S. 154: „Der von uns hier versuchte Vergleich zwischen Ovulum und Sorus dürfte vielleicht einiges Licht auf gewisse Vergrünungserscheinungen werfen. — — Der Sorus steht ursprünglich am Blattrande, wie die Ovula; bei vielen Farnen (Mohria, Pteris aquilina) wird er noch am Blattrande angelegt aber nachträglich gegen die Unterseite verschoben, bei anderen endlich (Gleichenia, Pterisarten) entsteht er schon auf der Unterseite. Dieselben Verschiedenheiten, wie wir sie hier zwischen verschiedenen Gattungen finden, ergeben sich nun für die vergrünten Ovula zwischen dem normalen und abnormen Zustand. Es würde sich also ein derartig vergrüntes Ovulum, dessen Kern einem Blättchen aufsitzt, zu dem normalen (einfach behüllten) verhalten etwa wie der Sorus von Mohria zu dem von Lygodium."

Der Vergleich ist im Ganzen treffend, denn bei Mohria steht das erwachsene Sporangium frei (ohne Indusium) auf der Fläche (freilich Unterseite) des Blattzipfels, sowie der Kern des verlaubten Eichens auf der Fläche (obzwar Oberseite) des Ovularblättchens; bei Lygodium ist aber der Anfangszustand des Sporangiums und seines Indusiums ganz übereinstimmend mit dem des Nucellus und Integuments eines normalen Ovulum. Nur die Erklärung, die Prantl dafür giebt, dass der Nucellus der Oberseite des Ovularblättchens aufsitzt, das Sporangium von Mohria aber der Unterseite des Blattabschnitts, — nämlich: „dass die Verschiebung in dem einen Falle gegen die Unterseite, in dem andern gegen die Oberseite

zu gerichtet ist, hängt eben mit der allgemeinen Ausbildung der Seiten zusammen“ — ist unklar und nichtssagend, denn die allgemeine Ausbildung der Seiten der Blattzipfel ist bei Farnen und Phanerogamen ganz gleichartig. Es ist also mit dieser Bemerkung die verschiedene Verschiebung des Nucellus und des Farnsporangiums nicht erklärt, den Grund derselben werden wir aber späterhin aufdecken.

Um den an sich ganz richtigen Gedanken Prantl's folgerichtig und speciell auszuführen, dazu müssen eben die in den Vergrünungen vorkommenden wichtigeren Momente hervorgehoben und mit den Formen der Sori und Indusien bei den Farnen verglichen werden. Dies wollen wir im Folgenden thun.[1])

Wir finden normal dichlamyde Ovula in Vergrünungen monochlamyd, als einfache gestielte Becher, wobei der Becher dem Integument, der Stiel dem Funiculus entspricht. Der Nucellus sitzt bisweilen noch im Grunde des Bechers (entsprechend seiner normalen terminalen Anlage) wie in Fig. 11 (Reseda), öfter aber auf die Wand des Bechers hinaufgerückt, wie in Fig. 13 (Alliaria). Unter den Farnen finden wir ganz eben solche gestielte Becher bei Thyrsopteris elegans (Fig. 1) als Blattzipfel letzten Grades eines gefiedert-zusammengesetzten Fruchtblattes; nur erhebt sich aus dem Bechergrunde statt eines einzelnen Sporangiums ein säulchenförmiges Receptaculum mit zahlreichen Sporangien. Der Homologie der beiden Becher ist jedoch dieser Unterschied nicht im geringsten abträglich, weil ja auch schon bei den Farnen das polyangische Receptaculum ein einzelnes Sporangium (daher von Prantl mit Recht monangischer Sorus ge-

---

1) Um Wiederholungen der Citate zu vermeiden, citire ich hier ein für allemal meine betreffenden Arbeiten über Ovularvergrünungen:

a) Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen. In Flora 1874. Darin vergrünte Eichen von Anagallis beschrieben und abgebildet.
b) Vergrünungsgeschichte der Eichen von Alliaria officinalis Andrz. Bot. Ztg. 1875.
c) Vergrünungsgeschichte der Eichen von Trifolium repens L. Bot. Ztg. 1877.
d) Ueber Chloranthien der Reseda lutea L. Bot Ztg. 1878.
e) Ueber vergrünte Eichen der Hesperis matronalis L. „Flora“ 1879.
f) Vergrünungsgeschichte der Eichen von Aquilegia als neuer Beleg zur Foliolartheorie. Bot. Centralblatt. Jahrg. III, 1882.

nannt) ersetzen kann. Man kann im Voraus annehmen, dass das Receptaculum von Thyrsopteris wie bei den Hymenophyllaceen der Endtheil des Sorusblättchens ist, unter welchem das glockenförmige Indusium rings hervorwächst. Die Homologie dieser Fiederblättchen von Thyrsopteris mit den vergrünten Eichen der Fig. 11 ist so evident wie möglich.

Weiter stellt uns Fig. 14 ein vergrüntes Ovulum von Trifolium repens dar, dessen Integumentbecher, den Nucellus im Grunde bergend, beiderseits von Blattsubstanz des unterwärts flach blattartigen Ovularblättchens umsäumt ist. Wenn wir wiederum statt der Columella von Trichomanes (Fig. 3) ein einzelnes Sporangium setzen, so besteht die grösste Uebereinstimmung zwischen jener Form des verlaubten Eichens beim Klee und dem fertilen Fiederblättchen von Trichomanes, nur mit dem unwesentlichen Unterschiede, dass der Becher des Eichens auf der Oberseite tiefer ausgeschnitten ist. Auch ein vergrüntes Ovulum von Anagallis in der Fig. 15 kommt einem fertilen Blattzipfel von Trichomanes sehr nahe, nur ist jener Integumentbecher von Anagallis mit senkrechter Mündung geöffnet, das homologe Indusium von Trichomanes mit horizontaler Oeffnung.

Von besonderem Interesse sind ferner jene bei verschiedenen Pflanzen vorkommenden Formen verlaubter Ovula, deren inneres Integument auf die Unterseite des Ovularblättchens (genauer seiner Grundspreite) gerückt ist, wie in Fig. 12 von Reseda lutea, Fig. 18 von Hesperis, Fig. 19 von Alliaria.

Da es nicht zweifelhaft sein kann, dass das (innere) Integument und der Nucellus dieser Ovula in normaler Weise zuerst angelegt worden sind, so darf man urtheilen, dass der blattartige Spreitentheil erst später an der Basis des Integuments hervorgewachsen ist, ebenso wie der blattartige Lappen von Cibotium. Die zuletzt erwähnten Formen der Ovula sind somit auch entwickelungsgeschichtlich direkt mit den fertilen Blattzipfeln und Indusien des genannten Farnes zu identificiren. Speciell die Fig. 19 von Alliaria mit dem zweilappigen inneren Integumente auf der Rückseite der Grundspreite kommt auffallend überein mit einem Blattzipfel von Cibotium und dessen zweiklappigem Indusium, wobei es gewiss ein unwesentlicher Umstand ist, dass das Indusium bis zum Grunde getheilt, das Integument aber nur zweilappig ist.

Auch ein Blattzipfel mit dem ausgezeichnet becherförmigen Indusium auf seiner Rückseite, den Cyathea (Fig. 2 im Durchschnitt) aufweist, ist homolog der Grundspreite der Ovula Fig. 12, 18, 19 mit ihrem rückenständigen Integumentbecher. Nach dem, was im I. Kapitel über den Gegensatz in der Entwickelung des Indusiums aus dem Fiederblättchen (Polypodiaceen, Cyathea) oder umgekehrt des Fiederblättchens aus dem Indusium (Lygodium, Cibotium) uns klar geworden, dass nämlich dieser Entwickelungsgegensatz, der nur vom wechselnden Kraftverhältniss beider Theile abhängt, die Homologien aller dieser Indusien und der sie tragenden Fiederblättchen nicht aufhebt, kann auch die Homologie der zuletzt genannten verlaubten Ovula mit dem Blattzipfel von Cyathea durch die wahrscheinlich verschiedene Entwickelung beider Theile nicht mehr in Frage kommen.

An diesem Punkte angelangt, können wir nunmehr auch die Beantwortung der Frage suchen, welchem Theile des Farnblatts das äussere Integument des Ovulums äquivalent ist.

Prantl ist über die, wie er meint, schwierige Deutung des doppelten Integuments im Unklaren geblieben, obwohl er zugiebt, „es könnte sich vielleicht aus einem Studium der Vergrünungen unter diesem Gesichtspunkt (nämlich dem des Vergleichs mit den Farnen) ein Aufschluss über die Deutung des doppelten Integuments ergeben“.

Die Deutung des äusseren Integuments ergiebt sich aber mit Leichtigkeit aus den von mir bereits längst studirten und publicirten Vergrünungsgeschichten der Ovula verschiedener Phanerogamen. Insbesondere klar und einfach ergiebt sich eine solche Deutung aus der Vergrünungsgeschichte von Hesperis. Hier ist, wie Fig. 18 zeigt, die Grundspreite *s* zugleich das verlaubte äussere Integument, wie die an ihrem Grunde noch angedeutete Becherbildung ganz sicher beweist. Somit ist auch der Blattzipfel eines Farnblattes, der das Indusium (den Schleier) auf seiner Unterseite trägt, das Aequivalent des äusseren Ovularinteguments von Hesperis. Würde sich z. B. der (bis zur Basis von den Nachbarlacinien getrennt gedachte) Blattzipfel um das Indusium von Cyathea tutenförmig herumschlagen und zum Becher schliessen, so würde er auch gestaltlich dem äusseren Integumente von Hesperis

gleichen, nachdem er aber flach bleibt, so gleicht er nur der Grundspreite in Fig. 12 oder 18. Die Becherform fehlt also noch dem das Indusium tragenden Fiederläppchen der Farne, allein der dem äusseren Integument homologe Theil ist dennoch auch bei den Farnen schon vorgebildet.

So einfach verhält sich freilich in allen von mir studirten Vergrünungen nur die Grundspreite von Hesperis. In anderen Fällen (Alliaria, Trifolium) ist zwar die Grundspreite im äusseren Integumente auch enthalten, allein sie zweigt sich gleichsam von seiner Aussenseite ab und der Rest bleibt als scheidige Bildung aus der Unterseite der Grundspreite. Die letztere schliesst nicht selbst zum Becher des äusseren Integuments zusammen, sondern der Becher entsteht durch eine blosse Ausstülpung aus der Unterseite der Grundspreite (mithin auch des Ovularblättchens) um das innere Integument herum. So auch bei Aquilegia, wo jedoch das Ovularblättchen eine gesonderte Grundspreite gar nicht mehr bildet.

Vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie besonders interessant sind die Ovularblättchen Fig. 16 und 17 von Hesperis matronalis. Die Blättchen, von denen das der Fig. 16 durch Becherbildung an seinem Grunde wieder als äusseres Integument sich kundgiebt, tragen auf der Rückseite nicht wie gewöhnlich nur ein inneres Integument, sondern deren mehrere, welche wie Taschen am Ende des Haupt- und der Seitennerven erscheinen, also ganz ähnlich den taschenförmigen Indusien von Davallia; sie können daher auch als polysor bezeichnet werden, während das normale Ovulum und demnach in der Regel auch das Ovularblättchen monosor ist. Die Ovularblättchen Fig. 16, 17 entsprechen also Farnblättchen mit mehreren beschleierten Soris. Normal polysore Ovula, mit mehreren inneren Integumenten innerhalb des äusseren Integuments giebt es zwar nicht; dagegen können die Sporocarpien der Marsiliaceen, wie noch später näher ausgeführt werden soll, als ein Gebilde angeführt werden, welches mit einem polysoren (und zugleich in jedem Sorus auch polyangischen) Ovulum, wenn es solche gäbe, äquivalent wäre. Wenigstens zeigen die polysoren Ovularblättchen von Hesperis die Möglichkeit eines polysoren Ovulums.

Um einerseits die Metamorphose des Ovulums aus dem Ovularblättchen, wie sich dieselbe auf Grund zahlreicher Vergrünungsgeschichten construiren lässt, andererseits den gradweisen (metamorphen) Zusammenhang der Indusialbildungen bei Farnen und die Uebereinstimmung beider anschaulich zu demonstriren, habe ich die in den Fig. 20 bis 31 gegebene Reihe von halbschematischen Durchschnitten dargestellt, welche sowohl die Hauptformen der normalen und abnormen Ovula als auch indusientragender Farnblattzipfel repräsentiren können.

Die stärkeren Linien der Conturen bedeuten überall die (morphologische und in der Verlaubung auch physiologisch differenzirte) Blattoberseite; *sp* kann sowohl einen Nucellus als sein Homologon, ein Sporangium, als auch ein die Stelle des Sporangiums einnehmendes Receptaculum eines polyangischen Farnsorus bedeuten.

Die erste Form Fig. 20 stellt dar:

1. ein nicht laubartiges Blattsegment mit terminalem Sporangium, z. B. von Botrychium, Osmunda,
2. ein abnormes stielartiges Ovulum ohne Integumente mit terminalem Nucellus, wie es z. B. Penzig für Scrofularia abgebildet hat,
3. ein integumentloses normales Ovulum, wie es bei Santalaceen, Balanophoreen, unter den Monocotyledonen bei Crinum vorkommt; auch kann es das erste noch integumentlose Stadium eines später behüllten Eichens, also den Ovularhöcker mit der terminalen Anlage des Nucellus bedeuten.

Alle diese Gebilde sind untereinander vollständig homolog.

Fig. 21 unterscheidet sich von der vorigen nur dadurch, dass das den terminalen Nucellus (oder Sporangium) erzeugende Blättchen laubig entwickelt ist. Normale Ovula können diese Form natürlich nicht zeigen; aber auch fertile laubige Farnblattzipfel tragen niemals ein terminales Sporangium, weil dieses dann stets auf die Blattfläche abgerückt erscheint. Das Schema wird nur als seltene Zwischenform im verlaubten Fruchtknoten realisirt, solche Umbildungen von Ovulis sind von mir bei Trifolium repens (l. c. Taf. II, Fig. 22, 23) beobachtet.

In Fig. 22 hat sich das Blättchen von der Unterseite her über das Sporangium hinaus verlängert; letzteres ist somit auf die Blatt-

oberseite hin gerückt und lateral geworden. Man kann sagen, das fertile Blättchen hat sich verzweigt, der eine Zweig ist das in der früheren Figur terminale Sporangium, der andere Zweig ist laubartig und bildet die Fortsetzung des unterhalb des Sporangiums stehenden Blättchens, ist also als der kräftigere Zweig terminal zum Blättchen der Fig. 21 gewachsen und hat das Sporangium seitlich abgelenkt. Als normale Bildung kommen zwar einzelne Sporangien oder Sori auf der Oberseite des Blättchens, mithin auch des ganzen Fruchtblattes nicht vor (höchstens bei Polybotrya cervina), sondern nur abnormer Weise nach Al. Braun bei mehreren Farnen.

Dagegen wird in Vergrünungen an vollkommen verlaubten Eichen (welche noch vor Anlage eines Integumentwalles vergrünt sind) der Nucellus nicht selten auf der Oberseite des Ovularblättchens erblickt. Was die Entstehung eines solchen Ovularblättchens betrifft, so darf wohl angenommen werden, dass meistens der ursprünglich terminale Nucellus durch das sich über ihn hinaus entwickelnde Ovularblättchen zur Seite gedrückt worden ist, ähnlich wie bei den Schizaeaceen das ursprünglich terminale Sporangium von dem sich nachträglich bildenden Blattläppchen oder gemeinsamen Saume auf die Blattfläche (jedoch Unterseite) rückt. Allein auch die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass dieser Nucellus bisweilen an dem schon zum Ovularblättchen weiter entwickelten Ovularhöcker, also verspätet und relativ schwächer gleich seitlich aus seiner Oberseite gesprosst ist. Dafür spricht ganz sicher die wiederholte Beobachtung zweier, ja auch mehrerer Ovularkerne auf demselben Ovularblättchen, die nicht alle terminal angelegt worden sein können. Also hat das Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung auch hier seine Geltung.

In Fig. 23 beginnt sich nunmehr der obere Theil des Blättchens um das Sporangium oder Receptaculum herum becherförmig auszubilden. Ovularblättchen dieser Art habe ich besonders exquisit für Anagallis dargestellt (l. c. Fig. 5, 6, auch Fig. 15 unserer Taf. XIX). Auch Fig. 14 von Trifolium repens gehört hierher. Hiervon unterscheidet sich Fig. 24 nur durch eine gleichmässig hohe Ausbildung des Bechers. Wenn *sp* in Fig. 24 das Receptaculum eines polyangischen Sorus bedeutet, so stellt diese Figur ein Blättchen mit Indusium von Trichomanes dar.

Fig. 25 unterscheidet sich von Fig. 24 wiederum dadurch, dass

sich eine Blattfläche am Becher nicht gebildet hat, dass also der Becher von der ganzen Lamina des Blättchens gebildet wird und seine ganze Aussenfläche durchaus der Blattunterseite entspricht. Verlaubte Ovula dieser Art beobachtete ich besonders bei Alliaria (l. c. Fig. 22, 23, auch unsere Fig. 13). Da diese laubigen Becher deutlich differenzirte Seiten erkennen lassen, so weist in der That die Innenfläche eines solchen Bechers die Beschaffenheit der Blattoberseite, die Aussenfläche die der Blattunterseite auf. Die Fig. 25 könnte auch ein monochlamydes normales Eichen repräsentiren, und ist wenigstens das Eichen der Abietineen ganz sicher von dieser Beschaffenheit[1]). Für die monochlamyden Eichen der Angiospermen und auch der Taxaceen und Cycadeen wird aber weiterhin eine andere Deutung (nach dem Schema der Fig. 34) als wahrscheinlicher nachgewiesen werden. Von Farnen ist die bereits erwähnte Thyrsopteris (Fig. 1) hier wohl anzuführen, deren fertiles Fiederblättchen durch Fig. 25 dargestellt werden kann, wenn man wieder das Sporangium *sp* durch ein Receptaculum mit Sorus vertreten sein lässt.

Aus der Form Fig. 24 geht weiterhin durch eine Art Verzweigung die Form Fig. 26 hervor. Die obere Wand des apicalen Bechers verzweigt oder theilt sich in zwei Theile, von denen der eine als Becherwand *i* weiter wächst, der andere spreitenartige *s* aber als Fortsetzung des unteren blattartigen Theils des Ovularblättchens sich erhebt. Beide Theile differenziren auf den einander zugekehrten Flächen nach dem Gesetz der sogenannten Spreitenverkehrung homologe Blattseiten und zwar die physiologischen Blattunterseiten, so dass nunmehr die Oberseite der Spreite und des Bechers (welche letztere die Innenwand des Bechers bildet), welche in Fig. 24 in einander übergingen, durch die neuen Blattunterseiten von einander getrennt werden. Der Becher rückt in Folge dieser Verzweigung auf die Unterseite (Rückseite) des fertilen Blättchens. Von Fig. 26 unterscheidet sich die Fig. 27 nur insofern, als die Sonderung und selbständige Entwickelung des Bechers und des

1) Siehe meine Abhandlung: „Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen“ und den folgenden Abschnitt VI.

neuen Spreitentheils weiter fortgeschritten, der Becher damit tiefer am Rücken der Spreite *s* (Grundspreite) herabgerückt ist.

a) Vergrünte Ovula dieser beiden Formen sind häufig bei Anagallis, Hesperis, Alliaria, Reseda von mir beobachtet worden und habe ich die Spreite, die den Becher auf ihrer Unterseite trägt, als Grundspreite (früher auch als Funicularspreite) bezeichnet.

b) Fertile Fiederblättchen des Farnblatts von dieser Art finden sich bei Cibotium, bei welchem der (übrigens zweiklappige) Becher die frühere Bildung ist, der Spreitenlappen erst später sich seitlich abzweigt, was wahrscheinlich auch beim abnormen Ovulum dieser Form stattfindet; — dann bei Cyathea, Woodsia, Hypoderris, bei denen das becherartige Indusium erst nachträglich seitlich aus der Spreite hervorsprosst (Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung).

Durch Reduction, d. h. partielle Ausbildung des unterseitigen Indusiums der Fig. 27 gehen dann die verschiedenen unterseitigen Schleier der Polypodiaceen, von Lygodium u. a. hervor. Fig. 28 stellt den Fall dar, wo sich die oberseitige Wand *i* des Bechers gar nicht und nur die Wand *v* entwickelt hat, was bei Cystopteris sich findet. Wenn dagegen die Wand *i* sich entwickelt, die Wand *v* aber unterdrückt wird, so entsteht der Schleier von Cassebeera, Woodwardia u. s. f., wie das schon früher besprochen wurde.

Wenn dann zuletzt im supponirten Reductionsprozesse auch das Velum schwindet, so erhalten wir den Fall mancher Polypodiaceen, Schizaeaceen etc. (Fig. 29), wo ein nacktes Sporangium oder Receptaculum auf der Unterseite der Blattlacinie entspringt.

Die hier gegebene Ableitung zunächst des beschleierten, dann des nackten unterständigen Sorus aus dem terminalen Sorus mit becherförmigem Indusium erklärt es nach dem Gesetz der Spreitenverkehrung, weshalb der Sorus auf die Unterseite des Fiederblättchens *s* (eigentlich der Grundspreite des Fiederblättchens) rücken muss, während das Sporangium ursprünglich wie in Fig. 22 der Oberseite des Fiederblättchens entsprosst, im Indusialbecher auch der Oberseite zugehört und in Vergrünungen des Eichens auch wieder dort zum Vorschein kommt. Dafür, dass in der That das subterminale becherförmige Indusium phylogenetisch der Bildung des unterständigen Schleiers voranging, kann als Zeugniss die Familie der Hymenophyllaceen angeführt werden, welche, wie allgemein

anerkannt wird, an die unterste Entwickelungsstufe der Filices (wenn man hiervon die Ophioglosseen ausnimmt) zu stellen ist. Indessen soll keineswegs behauptet werden, dass die nackten unterständigen Sori allgemein und überall aus beschleierten entstanden sein müssten. Es ist ebenso gut möglich, ja vielfach wahrscheinlicher, dass sie ebenso wie der terminale behüllte Sorus direkt aus dem Fiederblättchen mit terminalem Sporangium (Fig. 20 und 21) hervorgegangen sind. Vergleichen wir einfach nur das Gebilde Fig. 22 mit Fig. 29, unter der gewiss begründeten Voraussetzung, dass sie beide aus Fig. 20 entstanden sind, so erkennen wir den Unterschied, dass in Fig. 22 der das ursprüngliche Fiederblättchen (mit terminalem Sporangium) fortsetzende Blattzweig von der Unterseite des Fiederblättchens aus, in Fig. 29 aber von dessen Oberseite aus unter dem terminalen Sporangium seinen Ursprung nimmt, so dass im ersteren Falle das Sporangium auf die Oberseite, im anderen Falle auf die Unterseite gelangen musste. Hiermit ist der Ausspruch Prantl's, wonach das Herabrücken des Sporangiums „mit der allgemeinen Ausbildung der Seiten" zusammenhängen soll, aufzuklären und zu berichtigen. Dass das Herabrücken der Sori auf die Blattunterseite für die betreffenden Farngattungen von Vortheil war, versteht sich von selbst, indem nur so das Farnblatt, welches nach Art der meisten Blätter seine morphologische Oberseite mehr oder weniger vollkommen nach oben wendet, seinen Soris besseren Schutz gegen atmosphärische Einflüsse (Regen u. s. w.) bieten konnte.

Uebrigens sei hier gleich auf die folgenden Paragraphen verwiesen, in welchen die ganze für Phanerogamen und Kryptogamen gleich geltende Formenreihe des fertilen Sporenblättchens unserem Verständniss noch näher gerückt werden wird.

Von der Form Fig. 27 sind endlich noch die Formen Fig. 30 und 31 abzuleiten, welche jedoch bei den Farnen kein Analogon finden und nur vergrünten und normalen Ovulis eigenthümlich sind, daher ich sie nur kurz der Vollständigkeit der Reihe wegen anführe. Die in Fig. 27 noch flache Grundspreite *s* hat sich in Fig. 30 bereits am Grunde becherförmig geschlossen gebildet, als erster Anfang eines äusseren Integuments. Ein solches Eichen ist in Fig. 18 für Hesperis abgebildet. Erhebt sich zuletzt die äussere Hülle ringsum

gleichmässig glockig, so resultirt die Gestalt Fig. 31, die eines normalen orthotropen Ovulums. Demgemäss, wenn ein Ovulum von der Gestalt Fig. 30 bei Hesperis so deutlich verlaubt, dass es auf seinen Hüllen die Ober- und Unterseite differenzirt, erkennt man deutlich, dass die innere Hülle ihre Oberseite innen, ihre Unterseite aussen hat, das äussere Integument aber umgekehrt, womit auch dem Gesetze der Spreitenverkehrung Genüge geleistet wird.

Nicht immer, ja sogar nur selten, wird indess in der Verlaubung das äussere Integument direkt zur Grundspreite, häufiger trennt sich, wie es Fig. 32 für Alliaria darstellt, die in der äusseren Hülle enthaltene Grundspreite als besondere Auszweigung ab und nimmt umsomehr an Kräftigkeit zu, je mehr der scheidige Ueberrest der äusseren Hülle reducirt wird. Letzterer erscheint nur als eine Ausstülpung aus der Unterseite der Grundspreite, und ist auch, wie wir sehen werden, kein besonderer integrirender Theil des völlig verlaubten Ovularblättchens neben der Grundspreite, wird deshalb auch reducirt oder gleichsam in die Grundspreite eingezogen. Man kann somit auch in diesem Falle von der Rückbildung des äusseren Integuments in die Grundspreite und von der Aequivalenz dieser beiden Theile reden.

Die Verschiedenheit in der besagten Verlaubungsform von Alliaria (ebenso Trifolium, Reseda) und der von Hesperis beruht augenscheinlich auf dem Umstande, dass bei letzterer nur das äussere Integument, nicht aber auch der Funiculus, bei den anderen aber mit der äusseren Hülle zugleich auch der Funiculus laubartig sich ausbildet, weshalb ich eben die Grundspreite bei Alliaria zuerst als Funicularspreite bezeichnet habe.

Wir haben im gegenwärtigen Paragraphen gesehen, dass sämmtliche Vergrünungsformen des Ovulums nur die mannigfachen Formen des fertilen Fiederblättchens der Farne wiederholen und dass die bei ihrer Bildung stattfindenden Vorgänge mit den Bildungsvorgängen, durch welche diese verschiedenen Formen bei den Farnen zu Stande kamen und die theilweise ja noch in der Einzelentwickelung (der Schizaeaceen) ihren Ausdruck finden, zusammenfallen. Derselbe Verlaubungsprocess, der heutzutage noch die Anlage des Ovulum im vergrünten Fruchtknoten umbildet, hat aus der noch nicht laubigen Anlage der sporangialen Fiederblättchen (wie sie noch

bei Botrychium existiren) die laubigen Fiederblättchen der übrigen Filices, welche ihre Sporangien auf Laubblättern tragen, mit ihren Schleiern und Soris hervorgebracht, dasselbe Bildungsgesetz waltet in beiden Prozessen. Wenn also ein Ovulum verlaubt oder vergrünt, so sind die dabei stattfindenden Vorgänge wohl im Vergleich mit der normalen Entwickelung und Form des Eichens abnorm, sie bringen aber nicht, wie Viele immer noch glauben, ganz unvergleichbare, morphologisch gesetzlose Produkte hervor, sondern wesentlich dieselben Formen, die wir bei den Farnen auf verschiedene Gattungen vertheilt wieder sehen. Die Identität der Gestalten beweist aber auch die Identität des der Gestaltung zu Grunde liegenden, nämlich des Ovulum einerseits und des Sporenblättchens mit Indusium und Sporangium andererseits. Hiernach möge man beurtheilen, ob diejenigen Recht haben, welche meine Vergrünungsstudien nur als einen Beitrag zur Teratologie aufgenommen und ihm die von mir stets betonte Bedeutung für die allgemeine Morphologie abgesprochen haben, indem sie den durch die Vergrünungsreihen für die wahre morphologische Natur des Ovulum erbrachten Beweisen zum Trotz das Ovulum nicht mit dem ganzen Fiederblättchen, sondern nur mit dem vom Fiederblättchen getragenen emergenz- oder trichomwerthigen Sporangium eines Farns identificiren und die Homologie der Indusien und der Integumente verneinen.

III. Analoge Bildungen an Syringablättern.

Ich habe schon in dem Aufsatz über vergrünte Eichen der Hesperis matronalis (Flora 1879, Separatabdruck S. 20 ff.) die vorläufige Mittheilung gemacht, dass sich an Syringablättern den am Ovularblättchen stattfindenden, zur Bildung des Eichens führenden Vorgängen ganz analoge Bildungsvorgänge beobachten lassen, welche geeignet sind, die Deutung des Ovulums in ein noch helleres Licht zu setzen. Es mag nun hinzugefügt werden, dass dieselben Vorgänge auch die analogen Indusialbildungen der Farne morphologisch zu beleuchten im Stande sind. Goebel hat mir in seiner Entgegnung auf den erwähnten Aufsatz in der „Flora“ eingewendet, dass die Natur des Ovulums nur durch direkte Untersuchung desselben,

namentlich seiner Entwickelungsgeschichte, nicht aber durch das, was an Fliederblättern und anderen heterogenen Organen stattfindet, erkannt werden könne. Ich habe aber gar nicht behauptet, dass dies meine Absicht sei. Die morphologische Natur des Ovulums wird durch seine eigene Metamorphogenie (Vergrünungsgeschichte) erkannt — dass die Entwickelungsgeschichte dazu tauge, bestreite ich allerdings entschieden —, allein auch die an ganz anderen Blattorganen stattfindenden Prozesse können zum Verständniss des Ovulum noch insofern beitragen, als die dort auftretenden Gebilde nachweisliche Uebereinstimmung mit den Formbildungen der Vergrünungsreihe des Ovulums zeigen, also vom gleichen Bildungsgesetze beherrscht werden. Dagegen kann doch vernünftiger Weise ein Widerspruch nicht erhoben werden.

Wie ich schon am angegebenen Orte bemerkt habe, findet man auf den niedrigen Büschen der Syringa vulgaris des Prager Belvederes in manchen Jahren sowohl Kappenblätter als auch lehrreiche Uebergangsformen in die gewöhnliche Form des Laubblattes in Menge; doch sucht man in manchen Jahren nach ihnen fast vergeblich, woraus zu folgen scheint, dass zu ihrer Erzeugung eigenthümliche, nicht immer vorhandene (wahrscheinlich Witterungs-) Einflüsse nothwendig sind. (Von Milben oder anderen Insekten findet man keine Spur.) Nachstehend will ich einige besonders charakteristische Formen beschreiben und abbilden.

Wir sehen zunächst in Fig. 36 das Blatt durch zwei seitliche Buchten dreispaltig, mit einem terminalen und zwei seitlichen Abschnitten. Zwischen den beiden Buchten war das Blatt vertieft und durch eine jederseits von der Mittelrippe zur Bucht verlaufende quere Falte wie in zwei Theile gegliedert, einen oberen, den grossen Endzipfel, und einen unteren in die beiden Seitenlappen ausgehenden Theil. Aehnlich ist auch das Blatt Fig. 37, allein die Vertiefung (in A sichtbar) ist bedeutender, beckenförmig; was als Querfalten im vorigen Blatte erschien, sind hier deutlich die oberen bis zur Rippe verlaufenden Ränder der Seitenzipfel. Von unten betrachtet (B) erscheint jeder Seitenzipfel, als wäre er, ursprünglich getrennt, mit dem Mittelzipfel in einer scharfen wellig gebogenen Furche wie zusammengewachsen, obwohl eine völlige Trennung wohl nie vor-

handen war, sondern die Einfaltung sich erst später als eine unvollkommen durchgeführte Sonderung gebildet haben mag. In der folgenden Fig. 38 hat sich der Mittelzipfel ganz von dem unteren Blatttheil getrennt und auf besonderem Stiele von ihm entfernt; er ist zu einer schönen Tute oder Becherform geworden, indem seine Ränder (ohne Zweifel congenital) unter dem Ausschnitt der Tute verwachsen sind. Auch die beiden Seitenzipfel sind mit den Innenrändern gegen einander gerollt und über dem Stiel am Grunde ein wenig zu einer Membran vereinigt gewachsen. Die beiden Seitenlappen sind dann in der Fig. 39 weiter hinauf zu einer kurz zweilappigen Spreite vereinigt und die eigentlich doch terminale gestielte Kappe erscheint mehr zur Seite abgelenkt, wie aus der Basis der Unterseite dieser Spreite hervorgewachsen.

Während aber in Fig. 39 die Kappe, das obere Blattglied, grösser als die basale Spreite ist, erscheint das Grössenverhältniss beider Theile in Fig. 40 gerade umgekehrt, die Grundspreite bildet den weit grösseren, oben seicht zweilappigen Theil des Blattes, aus dessen Unterseite in der Verlängerung der Mittelrippe die kleine, wiederum gestielte Tute entspringt.

Die beiden folgenden Gestalten sind als minder vollkommene Anläufe zur Bildung der Kappe und Grundspreite zu betrachten. In Fig. 41 sehen wir die beiden Seitenlappen, welche in ihrer Vereinigung die Grundspreite ausmachen, auf der Oberseite völlig getrennt, indem der rechte Lappen einen freien Rand gebildet hat. Dahinter aber sind beide Lappen in einer gemeinsamen, hinten (B) durch eine Furche angezeigten Linie verschmolzen. Am Grunde dieser rückseitigen Furche sieht man (in B) einen walzlichen Anhang, den verkümmerten, auf eine blosse Rippe reducirten Endtheil des Blattes. Das Blatt Fig. 42 ist aber nur einerseits eingeschnitten, der Seitenlappen und der Endlappen haben (in A von der Oberseite gesehen) ihre benachbarten Ränder nach oben gerollt und sind in einer tiefen Falte daselbst verschmolzen. Von rückwärts (B) sieht man den bis zur Mittelrippe reichenden freien Bug des Mittelzipfels.

Sehr hübsch und interessant ist die Blattform der Fig. 43. Hier ist wieder der bei weitem grössere obere Theil des Blattes zur Tute geworden, ja man sieht die verschmolzenen Blattränder als

eine scharfe Kante vom Rande der Tute bis zur Spitze einer sehr kleinen und mit dem Grunde der Tute verbundenen Grundspreite herablaufen. Letztere ist eigentlich gar nicht als besondere freie Spreite entwickelt, es sind nur zwei von der Verlängerung der Kante längs der Tutenbasis nach abwärts verlaufende Blattsäume, die am Grunde in einen kleinen verkehrteiförmigen Basaltheil des ganzen Blattes übergehen.

In Fig. 44 fehlt eine Grundspreite an der Basis des Bechers, d. h. der Becher ist von der ganzen Blattspreite durch Verschmelzung ihrer Ränder gebildet.

Eine eigenthümliche Bildung, die ich nur nebenbei vorführe, stellt zuletzt noch Fig. 45 dar. Aus der Oberseite eines Fiederblattes ist rechts nahe der Mittelrippe eine kleine Tute hervorgewachsen. Der Seitennerv, dem sie aufsitzt, verlauft zu einem Einschnitt am rechten Rande. Entsprechend dem Gesetze der Spreitenverkehrung (wonach flächenbürtige Blattsprossungen oder Emersionen dem Mutterblatt ihre gleichnamige Seite zukehren), war die Aussenwand der Tute als Oberseite, die Innenwand derselben als Unterseite differenzirt. Der Einschnitt am Blattrande und die zu ihm verlaufende erhabene Kante wiesen darauf hin, dass hier der Seitenlappen R mit dem Endabschnitt verschmolzen ist und dass die Tute ein Seitenläppchen des Blattes ist, welches durch jene Verschmelzung auf die Oberseite gelangt ist. Dies giebt überhaupt einen Wink, wie solche flächenbürtige Blattzipfel (Emersionen, Excrescenzen) eigentlich zu betrachten sind.

Doch ich übergehe zu meiner Hauptaufgabe in diesem Paragraphen, der in der Vergleichung der vorgeführten Syringablattformen mit den Formen des vergrünten Eichens und der Farnblattzipfel besteht. Bei diesem Vergleiche entfällt natürlich die Rücksicht auf die Sporangien und Nucelli, deren Homologa ja am Syringablatte nicht vorhanden sind. Dies ist umsoweniger bedenklich, als auch so viele vergrünte Ovula keine Spur eines Nucellus zu bilden pflegen, wobei die Bedeutung der Integumente doch dieselbe bleibt.

Zuvörderst ist es klar, dass der einfache Blattbecher Fig. 44 jenen verlaubten und normalen monochlamyden Eichen, welche dem Typus der Fig. 25 angehören, und dem Blattzipfel von Thyrsopteris vergleichbar ist. Es besteht hier und bei den nachfolgenden Ver-

gleichen nur der eine Unterschied, dass die Kappe des Flieders vom ganzen Blatte, der Becher des Ovulum und der Indusiumbecher von einem Blattsegment gebildet werden, welcher Unterschied irrelevant ist, da ein Blattsegment alle Formprozesse des ganzen Blattes wiederholen kann.

Die Fig. 43 entspricht ferner dem Ovulum nach dem Schema Fig. 26, wie solche bei Alliaria (l. c. Fig. 21), bei Reseda (l. c. Fig. 22), auch bei Anagallis (l. c. Fig. 7) beobachtet sind. Würde die Spreitenfläche am Grunde des Bechers in Fig. 43 längs der Bauchnath des Bechers bis zum Rande desselben reichen, was ich zwar beim Flieder nicht beobachtet habe, was aber eine leicht mögliche, zwischen Fig. 43 und 37 mitten innen stehende Bildung wäre, so wäre eine solche Blattform identisch mit der für Alliaria (l. c. Fig. 18) abgebildeten Form des Ovulums und im Wesentlichen auch identisch mit dem fertilen Blattzipfel von Trichomanes oder Davallia.

Die Kappenblätter der Fig. 38—40 finden dann ihre vollkommene Analogie in den nicht seltenen Eichen des Typus Fig. 27 und bei den Farnen in den unterseits becherförmige Indusien tragenden Blattzipfeln von Cibotium, Cyathea, Woodsia.

Das den Kappenblättern von Syringa, den Ovulis und den indusienbildenden Farnblättchen Gemeinsame lässt sich nun in dieser Weise zusammenfassen. Die (vollständig, glockig ausgebildeten) Indusien und die inneren oder einzigen Integumente sind gleich den Blatttuten der Ulmen, Linden, Syringen Kappen- oder Becherbildungen eines spreitenförmigen Blattorgans, durch dütenförmige Zusammenrollung des Blättchens oder Blattes, so dass die Oberseite nach innen zu liegen kommt, und durch Verschmelzung der Blattränder (oder der zur Mittelrippe convergirenden Streifen der Oberseite) zu erklären. Entweder bildet die ganze Spreite des Blattes oder Blättchens die Tute, oder nur dessen oberer Theil, so dass sich dann das Blattorgan in zwei Theile gliedert, einen becherförmigen Endtheil und einen Grundtheil, der flach spreitenartig bleibt. Die in diesem Falle vorkommenden Variationen lassen sich in folgender Weise veranschaulichen. Man nehme ein längliches Blatt, z. B. aus Papier geschnitten, und lege es im oberen Theile nach seiner (irgendwie bezeichneten, z. B. gefärbten) Oberseite zu dütenförmig zusammen, so dass der Grund der Düte in der Mittellinie

des Blattes bei *c* (Fig. 46) liegt. Es kommen dann die zur Mittelrippe convergirenden Linien der Blattoberseite *ac* und *bc* an einander zu liegen und mögen mit einander vereinigt werden. Der Blatttheil *acbd* bildet nun den Becher, der Theil *acbe* den Spreitengrund, der längs des Streifens, der durch Vereinigung der Linien *ac* und *bc* entsteht, mit dem Becher zusammenhängt. Es resultirt daraus eine Gestalt, Fig. 47, die am verlaubten Eichen von Alliaria beobachtet wird. Lassen wir nun die Unterseite der beiden Flügel des Spreitengrundes der Wand des Bechers anwachsen (Fig. 48), so erhalten wir jene Gestalt, die wir am fertilen Fiederblättchen der Hymenophyllaceen vor uns sehen.

Nun aber mögen die beiden Flügel des Blattgrundes emporwachsen bis zu den Punkten *f* und *g* (in Fig. 49), so dass ein dreilappiges Blatt entsteht, die Tute wieder durch Zusammenwachsen der Linien *ac*, *bc* gebildet werden, wobei auch die Streifen *af* und *bg* vereinigt werden. Daraus entsteht die Gestalt Fig. 50. Die Tute hängt hier mit der Unterseite des Spreitengrundes zusammen, welcher nun als besondere Spreite erscheint und passend Grundspreite genannt werden mag. Auch möge wieder (wie in Fig. 48) die Wand des Bechers zu beiden Seiten der Linie *a*(*b*)*c* mit der Rückseite der Grundspreite mehr oder weniger breit verschmelzen. So erhalten wir das Fiederblättchen von Davallia, Lygodium, Cystopteris. Bei Cystopteris allerdings ist die Tute eine abgeschwächte Bildung, daher sie aus der Unterseite der Grundspreite herauswächst, welch letztere hingegen als selbständiges, mit dem sterilen Fiederblättchen desselben Farns gleichgebildetes Blättchen gebildet wird.

Lassen wir ferner den Becher durch Verschmelzung nicht nur der Linien *ac* und *bc* (in Fig. 46), sondern auch der freien Blattränder längs *ah* und *bi* hervorgehen, so entsteht die Becherbildung am Syringablatte der Fig. 43, die auch an verlaubten Eichen (Alliaria l. c. Fig. 19) beobachtet worden ist. Wenn ebenso in Fig. 49 nicht nur *cf* und *cg* sich vereinigen, sondern auch *ah* mit *bi*, so entstehen Becher, mit deren Wand mehr oder weniger hoch hinauf eine selbständige Grundspreite vereinigt ist, wie dies an verlaubten Eichen von Alliaria (l. c. Fig. 20) ebenfalls vorkommt.

Endlich sei das Blatt oder Blättchen tief bis auf den Mittelnerv dreitheilig (Fig. 51), der Endabschnitt bilde durch Verschmelzung

der Ränder *hc'* und *ic'* die Kappe, der Grundtheil durch Verschmelzen der Ränder *cf* und *cg* wie früher eine ventrale Grundspreite, so erhalten wir Blätter oder Blättchen mit völlig getrennter rückenständiger Tute, die entweder gestielt oder sitzend erscheint, je nachdem der Endabschnitt gestielt war oder nicht. Dahin gehören die Syringablätter Fig. 38—40, die nicht seltenen verlaubten Eichen von Alliaria l. c. Fig. 16, 18 u. s. w., dann die fertilen Fiederblättchen mit Indusium von Cyathea, Woodsia u. s. w.

Das äussere Integument von Hesperis in Fig. 18 entsteht dann aus Fig. 51 durch Umrollung der Ränder der Grundspreite nach rückwärts und deren Verschmelzung in den Linien *ek* und *el*.

So metamorphosirt sich aus der einfachen Grundlage eines Fiederblättchens des Fruchtblattes einerseits das Ovulum in seinen verschiedenen Verlaubungsformen, andererseits der fertile Farnblattabschnitt in derselben Weise, wie aus einem Syringablatte seine mannigfachen Kappenformen.

Der Genetiker wird freilich einwenden, dies seien ideelle oder ersonnene Constructionen, denen die reale Entwickelung des Eichens und indusienbildenden Farnblättchens nicht entspricht. Hier liegt nun wieder der Zwiespalt zwischen jenem als idealistisch verschrieenen Rationalismus, den ich mehr im Sinne der Braun'schen Auffassungsweise vertrete, und jenem entwickelungsgläubigen Realismus, der zur Zeit der herrschende Gesichtspunkt in der Morphologie ist. Ein Ovulum von Hesperis entwickelt sich allerdings nicht aus einer dreitheiligen Blättchenanlage durch nachträgliches Zusammenrollen und Verwachsen der Blattränder u. s. w. Die Entwickelung geht in einfachster kürzester Weise auf die Herstellung der definitiven Form aus; dennoch aber sind in den Integumenten der Wesenheit nach eben jene Theile enthalten, welche an einem flach entwickelten dreitheiligen Blättchen vorhanden wären, und in jener Verbindung, welche umständlicher, aber verständlicher auf die dargelegte Weise hätte hergestellt werden können; so wie z. B. auch im Fruchtknoten einer Primel, trotz dessen cyclomartiger Entwickelung als ungetheiltes Ganzes, eben jene Fruchtblätter enthalten sind, die sich auch in anderer Weise, nämlich als freie Blätter eines Kreises entwickeln könnten und auch so dann und wann in abnormen Fällen sich wirklich entwickeln. Deshalb ist eben die Entwickelungsgeschichte

in derartigen Fällen ganz ungeeignet zur Erklärung eines complicirteren abgeleiteten Gebildes, wie das Ovulum es ist, und leisten gerade die Abweichungen von der normalen Entwickelung, vergleichend studirt, viel bessere Dienste.

Der Vorzug einer wie hier entwickelten vergleichend constructiven Auffassung und zugleich die beste Bürgschaft für ihre Wahrheit besteht darin, dass dieselbe

1. sowohl auf die normalen als auch alle abnormen Formen des Eichens Anwendung findet und alle aus einem Prinzip heraus erklärt, d. h. ableitet,
2. dass sie den phylogenetischen Zusammenhang der weiblichen Generationsorgane der Phanerogamen mit denen der Gefässkryptogamen in allen Einzelheiten nachweist, während der beliebte entwickelungsgeschichtliche Realismus, welcher nur die Entwickelung des normalen Ovulums und der Reproduktionsorgane jeder Gruppe von Kryptogamen für sich, also die unvermittelten Bildungsextreme, beachtet und ausdeutet, keine anderen Homologien erkennen kann, als die des Sporangiums und des Nucellus, alles andere — und das ist gar nicht wenig — so isolirt stehen lassend, wie er es vorgefunden.

IV. Verhältniss der blattrandständigen zu den blattunterständigen Sporangien und Sori.

Wenn wir im vorigen Abschnitt das innere Integument des Eichens und das subterminale Indusium der Hymenophyllaceen der Tute als dem Endtheil des Syringablattes gleichwerthig erklärten, so liessen wir eine wohl zu erwartende Einwendung unberücksichtigt, dass nämlich das innere Integument und das Indusium von Trichomanes sich nicht aus der Spitze des Blättchens bilde, welche ja zum Nucellus oder Receptaculum des Sorus wird, sondern als seitliche Neubildung darunter; daher sie nicht mit der terminalen Blatttute der Syringa für gleichwerthig gelten können.

Es handelt sich da wieder um den Gegensatz der terminalen

und lateralen Stellung und Anlage, den ich für morphologisch unwichtig und für die festzustellenden Homologien unwesentlich erkläre. Auf obigen Einwand liesse sich zwar zunächst erwidern, dass das innere Integument vergrünter Eichen auch bald mit, bald ohne Nucellus auftritt und dabei doch dieselbe Bildung bleibt, allein der Genetiker wird das Letztere eben darum negiren und zum Nachtheil der Vergrünungen sagen, es könne eben darum ein solcher Becher ohne Nucellus mit dem inneren Integument des normalen Eichens nicht identisch sein. Darum muss ich viel weiter ausholen und theilweise eine Darstellung anticipiren, die ich anderwärts vollständiger geben werde.

Diese Darstellung wird auch die Lösung einer Frage ermöglichen, die bereits von Prantl aufgeworfen aber nicht glücklich beantwortet wurde, nämlich, ob das zum Blattzipfel terminale Sporangium (von Prantl monangischer Sorus genannt) phylogenetisch das Primäre sei und aus diesem der polyangische Sorus mit Receptaculum sich entwickelt habe, oder ob es sich umgekehrt damit verhalte. Prantl glaubt das Letztere, er fasst „den monangischen Sorus als eine Verarmungserscheinung" auf (Untersuchungen II, S. 152) und stützt sich dabei auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Schizaeaceen zu den Gleicheniaceen, bei denen auch schon „wohl eine Neigung zur Verarmung in die Erscheinung tritt", sowie auf die Analogien mit ähnlichen Verarmungen in den Theilen der Blüthe, der Zahl der Ovula u. s. w." Das gelegentliche Auftreten von zwei Sporangien, z. B. bei Lygodium, erscheine dann als „Rückschlag". Für die andere entgegengesetzte Möglichkeit, dass das einzelne terminale Sporangium das Ursprüngliche wäre, meint Prantl, spreche wohl keine einzige Thatsache. Da man aber sodann fragen muss, welchen Ursprung alsdann der polyangische Sorus haben könne, so gipfelt Prantl's Auffassung zuletzt in der Annahme, dass der ganze Sorus der Hymenophyllaceen der Mooskapsel homolog sei, dass nämlich das becherförmige Indusium der Kapselwand, das Receptaculum der Mooscolumella, die Gesammtheit der Sporangien dem sporenbildenden Gewebe der Mooskapsel entspreche. Anhaltspunkte für diese Ansicht findet Prantl in der Entwickelung des Sorus der Hymenophyllaceen, dann auch in der Analogie der Frucht der Marsiliaceen, die nach Russow und

Juranyi anfangs ein einfaches solides Gebilde ist, in welchem sich durch innere Spaltungen die Höhlungen für die Sori differenziren, in denen somit die Sporangien in der That „als endogene Bildungen“ entstehen.

Der Vergleich des Sorus der Hymenophyllaceen mit einer Mooskapsel hat wenig Beifall gefunden, namentlich haben sich Magnus und Kienitz-Gerloff entschieden gegen ihn ausgesprochen. Ich kann mich nur den beiden Letztgenannten anschliessen und zwar nicht nur aus den von Diesen angeführten Gründen, sondern auch darum, weil, wie in den früheren Abschnitten gezeigt worden, das Indusium der Hymenophyllaceen eine durch Verschmelzung der Blattränder zu Stande kommende Blatttute ist, was doch von der Wand der Mooskapsel absolut nicht gesagt werden kann.

Ich gedenke vielmehr die Berechtigung der These nachzuweisen, dass das einzelne, zum Fruchtblattzipfel terminale Sporangium ursprünglicher ist als der polyangische Sorus mit seinem Receptaculum, woraus dann auch eine andere Auffassung der Frucht der Marsiliaceen sich ergiebt und der Vergleich der Mooskapsel mit dem ganzen Sorus von selbst entfällt.

Gleich Prantl leite ich die geschlechtlich erzeugte Generation der ersten Gefässkryptogamen von einer Verzweigung der Moosfrucht ab, denn das ist eine unabweisbare phylogenetische Annahme. Ein Verzweigungssystem von lauter Reproduktionsorganen konnte aber selbständig nicht fortbestehen; es musste Laubblattmetamorphose eintreten und zwar entweder so, dass ein Theil der Kapseln des Verzweigungssystems und zwar die ersten unteren zu Laubblättern umgebildet wurden (Fig. 72), oder so, dass sie zwar alle die Laubblattform annahmen, die Laubblätter jedoch alle oder zum Theil durch weitere Verzweigung Sporangien bildeten, wie wir das in einfachster Form bei den Lycopodinen (Fig. 73), in zusammengesetzterer Form bei den Filicinen antreffen.

Durch die primäre Verzweigung des Sporogons entstand also die beblätterte Axe, und zwar können wir uns diese Verzweigung als ursprünglich sympodial (pleiopodial) vorstellen, denn wenn auch der Spross, die beblätterte Axe, allgemein als Monopodium sich zu entwickeln pflegt, so ist doch die monopodiale Entwickelung aus der sympodialen (oder pleiopodialen) abzuleiten, durch wechselndes

Kraftverhältniss nach dem Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung, was ich hier nicht näher begründen kann und worüber ich meine Abhandlung über terminale Ausgliederungen zu vergleichen bitte. Die zum Sympodium vereinigten Basaltheile der Sporogonstiele bildeten die Axe (das Kaulom), die Endtheile der Sporogone metamorphosirten sich in Blätter. Das den beblätterten Spross zusammensetzende Aequivalent des Sporogons ist das Sprossglied und jedes Sprossglied besteht aus einem Blatt und dem zugehörigen Stengelgliede. Das Sympodium der Stengelglieder, das Kaulom, nahm allgemein die monopodiale Entwickelungsform an, indem die Blätter seitlich an einem präformirten Achsenscheitel, der nur die vorauseilende Anlage weiterer Sprossglieder ist, hervorzuwachsen begannen. Die Verzweigung wiederholte sich im Blatt, jedes einfache Verzweigungsglied des Blattes kann als Blattglied bezeichnet werden. An vegetativen verzweigten Blättern bilden sich auch alle Blattglieder laubartig aus, an den fructificativen aber behalten die Blattglieder, alle oder zumeist nur gewisse derselben, die generative Funktion, Bau und Gestalt des Sporangiums bei. Die Blattglieder sind ebenfalls nichts anderes als Sporogone, jedoch secundäre Wiederholungen derselben im Bereiche der Blattregion des primären Sprossgliedes, Wiederholungen eines höheren Grades; ihr Sympodium bildet die Blattspindel (z. B. des gefiedertes Blattes), sowie das Sympodium der Sprossglieder den Stengel darstellt. Die Sprossglieder und die Blattglieder sind also nur durch den Verzweigungsrang und die verschiedene, gegensätzliche Differenzirung unterschiedene Homologa des Sporogons, für welche ich den von Schultz-Schultzenstein geschaffenen gemeinsamen Namen Anaphyton adoptire. Das Anaphyton, welches nach Schultzenstein's Darstellung ein blosses Gedankending, ein „unfassbarer Proteus", wie ihm vorgeworfen wurde, zu sein schien, nimmt nunmehr, nach phylogenetischer Methode in seinem Ursprunge aufgesucht, die ganz concrete und wohlbekannte Gestalt des Sporogons, der Mooskapsel, an. Dies in gedrängtester Kürze der Inhalt einer wissenschaftlichen phylogenetischen Anaphytosenlehre.[1])

---

1) Ich weiss sehr wohl um die Schwierigkeiten, welche sich der Durchführung der Anaphytosenlehre im Einzelnen darbieten, und kenne im Voraus die Einwendungen, die ihr nach dieser kurzen Darlegung der Fundamente gemacht

Die Weiterverlegung des Sporangiums in höhere Verzweigungsgrade lässt sich mit Hülfe des hier waltenden Gesetzes der zeiträumlichen Verkehrung in folgender Weise noch genauer verfolgen.

1. Indem die Verzweigung des primären Sporogons in die monopodiale Form übergeht, wird das Sporangium zum Seitenzweige ersten Grades, äquivalent dem Blatte, welches sich aus ihm auch metamorphosirt hat (Fig. 72). Es ist dies ein Fall, der sich in seiner Einfachheit in der heutigen Pflanzenwelt nicht realisirt findet. Man hat zwar die Sporangien von Psilotum und Tmesipteris so auffassen wollen, nämlich als direkte Seitenprodukte eines Zweigleins, allein ein sorgfältigerer Vergleich zeigt, dass auch bei diesen Pflanzen die Sporangien keinen ganzen Blättern, sondern nur Blattgliedern äquivalent sind, weil das Stielchen des 2—3zähligen Sporangienstandes kein Kaulom, sondern nur ein ventrales Blattsegment des zweitheiligen Fruchtblattes bedeutet.

2. Das zum Stengel laterale Sporangium vom Werthe des Blattes verzweigt sich weiter, zunächst pleiopodial, dann monopodial und wird zum zusammengesetzten Blatte. Der einfachste Fall ist bei den Lycopodiaceen realisirt; unter dem stengelbürtigen Sporangium entsteht ein vegetativ metamorphosirter Blattzweig (Fig. 73). Nach Analogie der Entstehung des Blattlappens unter dem (zum Blattgliede) terminalen Sporangium der Schizaeaceen sei dieser Zweig zunächst lateral unter dem Sporangium hervorgewachsen. Mit der Umkehrung der relativen Kräftigkeit beider Zweige kehrt sich aber auch die erste Entstehung weiterhin um; der vegetative Blattlappen erscheint zuerst und direkt aus der Achse, das Sporangium entsteht später an seinem Grunde[1]) (was thatsächlich bei den

könnten, allein ich habe diese Schwierigkeiten bereits überwunden, und konnte es auch, weil das Prinzip gewiss gut und richtig ist. Die Publikation einer umfassenderen Arbeit hierüber, die ich schon seit Langem vorbereite, steht bevor. Ich hoffe wenigstens, dass die Zurückführung der morphologischen Pflanzenglieder auf ein Urglied keinen prinzipiellen Widerspruch erfahren wird, weil ja doch die neuere Morphologie immer mehr zur Erkenntniss strebt, dass die verschiedenen morphologischen Glieder aus einem Urgliede, dem Thallom (und das Sporogon ist ja ein einfaches Thallom) hervorgebildet sind.

1) Wenn diese Umkehrung, die sich in den verschiedensten Organbereichen der Pflanze nachweisen lässt, Jemandem ihrer Neuheit wegen befremdlich vorkommt, so möge er sich des ganz gleichen, besonders von Warming aufgewiewiesenen Verhältnisses des Tragblattes zur Achselknospe erinnern.

Lycopodiaceen stattfindet), der laubartige Blattzweig wird hiermit zum primären Blatte und das Sporangium ist jetzt in einen zweiten Verzweigungsgrad versetzt und zum Blattgliede (ventralen Blättchen) geworden. Wenn sich dieses ventrale Sporangium in monopodialer Form weiterverzweigt, so erscheint es als Blattglied nächsthöherer Ordnung, so nämlich bei den Ophioglosseen (Fig. 74), bei denen auch der sterile laubige Blattzweig sich monopodial weiter verzweigend das zusammengesetzte Blatt (deutlich bei Botrychium, verschmolzengliedrig und anscheinend einfach bei Ophioglossum) bildet.

3. Das Sporogon (im Werthe des Blattgliedes) verzweigt sich in gleicher Weise weiter und wird so zum Seitenzweig höheren Grades am Blattgliede, nämlich zum Metablastem. Dies kann in zweifacher Weise geschehen.

a) Der Seitenzweig unter dem Sporangium (bei Farnen von der Blattoberseite her hervorwachsend) bildet sich laubartig ebenso aus wie der Basaltheil des Sporangiums, in dessen Verlängerung er sich erstarkend stellt und mit dem er nun ein Blattglied darstellt, wobei das zum Blattgliede ursprünglich terminale Sporangium lateral auf die Blattfläche (und zwar Unterseite) rückt. So nach Prantl die Schizaeaceen. Durch gleich anfängliche Umkehrung des Kraftverhältnisses bildet sich dann das Sporangium gleich lateral aus der Fläche des Blattgliedes (Acrostichaceen).

b) Der Seitenzweig bildet sich als Sporangium aus, erzeugt in gleicher Weise ein Sporangium, welcher Vorgang sich wiederholt. Die ganze Kette (das Sympodium der Sporangien) entwickelt sich aber wieder monopodial und so entsteht das zum Blattzipfel terminale Receptaculum, an dem sich die Sporangien seitlich hervorbilden (Hymenophyllaceen). In Folge dessen befindet sich das Receptaculum an derselben Stelle, an welcher ursprünglich ein einzelnes zum Blattzipfel terminales Sporangium sich befand. Der Vergleich der Fig. 75 mit 76 mag es veranschaulichen. Es sei in Fig. 75 sp_1 das terminale Sporangium im Grunde des Integuments (z. B. von Lygodium im frühesten Entwickelungszustand), so ist der Sorus von Hymenophyllum in der Weise, welche Fig. 76 darstellt, daraus abzuleiten. Aus dem Grunde des ersten Sporangiums sp_1 sprosst sp_2, aus diesem sp_3 u. s w. Das Receptaculum ist das Sympodium der Grundtheile der consecutiven Sporangien und die letzteren

erscheinen in seitliche Lage abgelenkt. Freilich erfolgt die Entwickelung des Sorus nicht wirklich in solcher pleiopodialer Weise, sondern ist, ebenso wie die Entwickelung des Sprosses in monopodiale Entwickelung übergegangen. Vergleichbar (obwohl natürlich nicht genau morphologisch homolog) ist die Columella mit ihren Sporangien dem Kaulom mit seinen Phyllomen oder einer monopodial sich bildenden Wickel (bei manchen Borragineen nach Kraus und Göbel).

Durch die Verknüpfung der beiden sub a und b angeführten Verzweigungsmodi entsteht das zum Blattzipfel unterständige polyangische Receptaculum (bei Cibotium, und mit Umkehrung der Entwickelungsweise bei Cyathea).

Nur nach dieser Ableitung wird es begreiflich, wie das Sporangium von der Mooskapsel an bis zum Sporangium des polyangischen Sorus in allen morphologischen Kategorien, als Thallom, Blatt, Blattzipfel und Metablastem erscheinen kann, ohne dass damit die Verschiedenwerthigkeit der genannten Gliedkategorieen aufgehoben würde. Das Sporangium der Farne ist phylogenetisch homolog dem Sporangium der Moose, trotz dem verschiedenen morphologischen Range derselben; es ist das aber gewiss eine eigenthümliche Homologie, die nur in der phylogenetischen Descendenz des Ungleichartigen aus Gleichartigem durch dessen Verzweigung in verschiedene, gegen einander differenzirte Grade (durch Anaphytose) ihren Grund und ihre Erklärung findet und die von der gewöhnlichen morphologischen Homologie, die nur zwischen Gliedern gleichen Ranges oder gleicher Kategorie besteht, wesentlich verschieden ist[1]).

---

1) Wenn (von Göbel) gesagt worden ist, das Sporangium sei überall dasselbe Gebilde, überall eben nur Sporangium, so ist das im Sinne obiger Descendenz-Homologie des morphologisch Ungleichartigen wohl richtig, wenn aber hinzugefügt wird, es sei selbst eine eigene morphologische Kategorie neben Kaulom, Phyllom, Trichom, so ist das gewiss unrichtig, denn das Sporangium ist ausserdem entweder Thallom, oder Phyllom oder Blattzipfel oder endlich Trichom (Metablastem), weil alle diese Glieder in ihrem vegetativen Zustand aus den verschiedenen Verzweigungsgraden des Sporogons metamorphosirt sind. Wenn zur Begründung jener irrigen Ansicht darauf hingedeutet wird, das Sporangium z. B. der Polypodiaceen könne nicht als aus einem gewöhnlichen (vegetativen) Haare metamorphosirt angesehen werden, so ist dies wiederum richtig, aber der Schluss daraus, es könne mithin nicht den Werth eines Trichoms haben, ist falsch. Das Sporangium kann nicht aus einem vegetativen Trichom entstanden sein, wohl

Dass diese Ableitung der morphologischen Glieder aus dem primären Anaphyton (Sporogonium) auf phylogenetischer Wahrheit (oder wenn man lieber will, Wahrscheinlichkeit) basirt, ist an sich klar, weil sie allen phylogenetischen Entwickelungsfortschritt durch die denkbar einfachsten Mittel, durch Verzweigung in höhere Grade und erbliche Differenzirung erklärt; es spricht für sie auch noch der Ueberrest dieser Entwickelung, der sich bei den Schizaeaceen als individueller Entwickelungsmodus noch erhalten hat.

Hiernach kann aber der behüllte terminale Sorus der Hymenophyllaceen nicht direkt mit der Mooskapsel verglichen und ihr homolog gehalten werden. Dieser polyangische Sorus kann auch nicht eine frühere Bildung sein als das einzelne terminale Sporangium. Darum sind in dieser Beziehung die Hymenophyllaceen weiter fortgeschritten als die Ophioglosseen und als die Schizaeaceen. Der Blattzipfel, der das Indusium der Hymenophyllaceen bildet, ist zwar auch nach der Anaphytosenlehre eine Umbildung des Sporangiums (im zweiten Verzweigungsgrade), jedoch des ganzen, und kann also nicht blos der Wand der Mooskapsel äquivalent sein, welche zudem in keiner Weise mit einer Blatttute verglichen werden kann.

Prantl stützt sich für seine Hypothese auf die Entwickelungsgeschichte, auf die ersten Zelltheilungen bei der Anlage des Sorus und auf den anatomischen Bau, er betrachtet das Indusium als Fortsetzung der Rinde, das Receptaculum als Fortsetzung des Fibrovasalstrangs des Blattzipfels, und folgert daraus, dass die Oberhaut des Receptaculum nicht mit der Epidermis auf den Nerven des vegetativen Blattzipfels gleichzustellen sei, die Sporangien daher keine Trichome, sondern endogene Bildungen seien. Aber eine solche Ausdeutung der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie ist unzulässig; das Indusium kann ja nicht anders entstehen als aus der peripherischen Schicht des Blattrandes und die Columella nicht anders als aus dem Centrum desselben, ohne dass daraus etwas für die morphologische Bedeutung der Theile folgen würde. Die Auf-

---

aber kann umgekehrt aus einem Sporangium der dritten (metablastemwerthigen) Rangstufe ein Trichom oder Metoblastem geworden sein. So kann ja der Nucellus des Ovulums in der Vergrünung ganz den Charakter eines Generationsorgans, eines Sporangiums einbüssen und ist dann nur eine simple Emergenz.

fassung erinnert stark an Linné's Ansicht, nach welcher der Kelch die Fortsetzung der Rinde, die Corolle und Staubgefässe die des Holzes, der Fruchtknoten die des Markes des Blüthenstiels sein sollte.

Die Analogie der Verarmungen in der Zahl der Blüthentheile u. s. w., auf die sich Prantl noch beruft, ist, neben unsere Gründe gehalten, ohne Beweiskraft, weil neben Verarmungen auch Bereicherungen vorkommen können, daher auch die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Gleicheniaceen nichts erweisen, weil die geringere Zahl der Sporangien im Sorus der Gleicheniaceen ebenso gut auf Bereicherung eines monangischen Sorus als auf Verarmung eines polyangischen beruhen kann.

Wenn also einerseits ein terminales Einzelsporangium ursprünglicher ist als der terminale polyangische Sorus, so ist anderseits auch das zum Blattzipfel terminale Sporangium oder das terminale Receptaculum für ursprünglicher zu halten als das zum Blattzipfel laterale unterständige Sporangium oder Receptaculum, wie das die Entwickelung der Schizaeaceen noch heutzutage darthut. Daraus folgt aber weiter, dass auch der zum Ovularhöcker terminale Nucellus, der bei der Entwickelung des normalen Ovulum sich bildet, ursprünglicher ist, als der auf die Oberseite des Ovularblättchens in der Vergrünung rückende Nucellus.

Ich gestehe gern, dass ich hiermit eine früher lange gehegte Vorstellung berichtige, denn ich war vordem der Ansicht, das Ovulum müsse aus einem Fiederblättchen mit seitlichem oberständigem Nucellus metamorphosirt sein, weil in der Vergrünung der Nucellus schliesslich auf der Oberseite des Ovularblättchens erscheint. Ich glaubte, das Ovulum deshalb aus einem Farntypus mit blattoberständigem Sporangium ableiten zu müssen, daher ich die terminale Entstehung des Nucellus am Ovularhöcker für eine erst mit der Ovularmetamorphose eingetretene secundäre Erscheinung hielt. Diese Annahme stiess besonders von Seiten Strasburger's auf Widerspruch und war auch das Haupthinderniss, um dessentwillen Strasburger die Foliolartheorie nicht anerkennen mochte und lieber eine unzutreffende Interpretation der Vergnügungserscheinungen versucht hat.

Durch Prantl's Beobachtungen der Entwickelungsgeschichte der Schizaeaceen belehrt, gebe ich nunmehr meine obige Annahme

auf, denn es ist nunmehr der richtige Anknüpfungspunkt für das Ovulum bei den Schizaeaceen mit ursprünglich terminalem Sporangium gefunden und hinlänglich nachgewiesen. Die terminale Anlage des Nucellus am Ovularhöcker mag daher als ursprünglich gelten und die Anlage des inneren Integuments als ursprünglich lateral unter dem Nucellus, wie die des Indusiums von Lygodium. Dagegen dürfte auch Strasburger nichts einzuwenden haben. Damit ist aber die Foliolartheorie des Ovulums auch ohne Rücksicht auf die von Vielen so perhorrescirten Vergrünungsabnormitäten erwiesen, denn auch dann ist das dem Fiederblättchen von Lygodium homologe Ovulum ein Fiederblättchen des Fruchtblattes, die Integumente sind Tutenbildungen dieses Fiederblättchens und der Nucellus der ursprüngliche Gipfeltheil des jungen Fiederblättchens.

Noch ursprünglicher als das Sporangium der Schizaeaceen ist — auch im Sinne der oben gegebenen Ableitung — das Sporangium der Ophioglosseen, welches aller Hüllen noch entbehrt und dabei vom grössten Theile des Fiederblättchens gebildet wird. Dieses Sporangium ist vollkommen homolog mit dem nackten hüllenlosen Ovulum der Santalaceen, Balanophoreen und von Crinum. Von diesem Sporangium kann also, Strasburger's Ansicht vom Ovulum gemäss, gesagt werden, dass aus ihm das behüllte Ovulum dadurch entstanden ist, dass es Hüllen um sich gebildet hat. Aber dieses Sporangium ist ebenso gewiss keine blosse Emergenz, sondern einem ganzen Blattzipfel oder Blattglied äquivalent und kann daher recht wohl Tutenbildungen aus sich hervorgehen lassen. Keineswegs kann dies aber vom blattunterständigen Sporangium oder gar von dem Sporangium eines polyangischen Sorus gelten, welche den Werth einer Emergenz haben und eine Hülle nur von dem sie tragenden Blattzipfel erhalten können.

Die Ableitung des phanerogamen Ovulums aus dem Sporangium der Ophioglosseen wird ausser durch die Entwickelungsgeschichte des Ovulums auch noch durch zwei andere Gründe unterstützt. Wir finden nämlich allgemein, dass sich neue Entwickelungsreihen des Pflanzenreichs nicht an die höher entwickelten Gipfelpunkte älterer Entwickelungskreise, sondern an deren unterste Grenzformen anschliessen (wie z. B. auch die Farne selbst nicht an die hoch entwickelten Laubmoose, sondern an die niederen thallosen Lebermoose), und die

Ophioglosseen stellen sich hinsichtlich ihrer Sporangienbildung allerdings als die niedrigsten, primitivsten Filicinen dar. Der Anschluss der Phanerogamen an den nächsten Verwandtschaftskreis der Ophioglosseen — natürlich mit Ergänzung der grossen phylogenetischen Lücke zwischen ihnen durch untergegangene Formen — ist auch darum berechtigt, weil die Anthere der Angiospermen, wie ich in diesen Jahrbüchern (Bd. XI, Heft 1) des Näheren ausgeführt habe und worauf ich noch zurückkomme, am naturgemässesten aus dem Sporophyll von Ophioglossum sich ableiten lässt.

In meiner Controverse mit Strasburger über die Natur des Ovulums war also Wahrheit und Irrthum auf beiden Seiten. Ich habe geirrt, indem ich das Ovulum auf Grund der Vergrünungen von einem Farn mit blattflächenständigem Sporangium ableiten wollte und deshalb die terminale Anlage des Nucellus am Ovularhöcker nicht für ursprünglich hielt, und Strasburger's Irrthum bestand darin, dass er alle Sporangien der Gefässkryptogamen ohne Unterschied für gleichwerthig (und zwar für Emergenzen) ansah und daher seine These vom Ursprung des Ovulums aus dem einzelnen Sporangium allzu allgemein aussprach, weshalb er auch die Vergrünungen des Eichens nicht richtig zu deuten vermochte.

Ich habe bisher die Umbildungen des Ovulums in der Vergrünung und insbesondere das Erscheinen des Nucellus auf der Oberseite des verlaubten Ovularblättchens für einen atavistischen Rückschlag gehalten, weil ich eben das Ovulum von einem Farn, dessen Sporangien auf der Oberseite von Laubblattzipfeln entsprangen, ableiten zu müssen glaubte. Diesen Atavismus hat schon Al. Braun und später Strasburger, wie ich nun einsehe, mit Recht bestritten. Nachdem ich erkannt habe, dass auch dem Entwickelungsgang der Anaphytosenlehre zufolge das Ovulum vom Sporangium der Ophioglosseen hergeleitet werden muss, so kann ich allerdings in der Verlaubung des Ovulums keinen Rückschlag zur atavistischen Form mehr erblicken. Wohl aber erzeugt die Verlaubung aus dem Ovulum ähnliche Gestalten, wie sie einst die phylogenetische Verlaubung des ursprünglich wie bei den Ophioglosseen rein generativen Blattzipfels unter den Farnen hervorgebracht hat, weil eben die morphologische Grundlage beiderseits, nämlich im Ovulum das Ovularblättchen mit Nucellus, bei den Farnen das Sporophyllblättchen mit Sporangium

identisch ist. Derselbe Verlaubungsprozess kann aus demselben Substrat auch wieder dieselben Formen hervorbringen. Die noch gegenwärtig zu beobachtende Entstehung der verschiedenen Umbildungsformen des Ovulums in der Vergrünung hat hiernach zwar keine atavistische Bedeutung, allein sie giebt dennoch ein glänzendes Zeugniss für die Descendenztheorie ab.

Ueber die ursprünglich terminale Entstehung des Nucellus am Fruchtblattzipfel wird also kein Dissensus mehr bestehen. Jedoch bleibt der Nucellus nur so lange terminal, als das Fiederblättchen, dessen Spitze er bildet, nicht verlaubt; auch an abnormen Eichen nur dann, wenn das Ovularblättchen schwächlich, nicht laubig, sondern stielförmig sich ausbildet. Sobald das Ovularblättchen verlaubt, erscheint der Nucellus auf seiner Oberseite. Auch unter den Farnen giebt es kein Beispiel, dass ein flach laubiges Fiederblättchen das Sporangium (oder den Sorus) dauernd auf seiner Spitze behielte. Stets rückt es entweder im Verlaufe der Entwickelung (bei Schizaeaceen) oder steht es gleich ursprünglich auf der Fläche (und zwar Unterseite) des Fiederblättchens. Das ist also ein allgemeines für die Kryptogamen wie für die Phanerogamen giltiges Gesetz.

Es frägt sich aber doch, ob der terminale und der am Ovularblättchen seitliche, oberseitige Nucellus identisch sind. Wenn er gleich dem Sporangium der Schizaeaceen terminal angelegt und dann erst durch Hervorwachsen eines neuen Blattlappens lateral gestellt wird, so wird Niemand leugnen können, dass es in beiden Stellungen derselbe Nucellus ist. Wie aber, wenn der Nucellus gleich lateral am Ovularblättchen entsteht, was in Vergrünungen gewiss auch stattfindet, da es Ovularblättchen mit zwei und mehr Nucellen giebt? Ich behaupte, dass auch dieser Nucellus mit dem terminal angelegten identisch ist. Ein Sporenblättchen (also auch ein Ovularblättchen) kann niemals so verlauben, dass es das Sporangium (Nucellus) an der Spitze behielte, warum, das ist schwer zu sagen; aber offenbar ist es allgemein giltiges Gesetz. Das verlaubende Sporenblättchen muss sich also verzweigen und nur der eine Blättchenzweig kann verlauben, was auf einer physiologisch nothwendigen Theilung der Arbeit zu beruhen scheint. Es sei in Fig. 78 *oh* das junge noch ungetheilte und unverlaubte Ovular- oder Sporenblättchen (Ovularhöcker); sein Gipfel wachse frühzeitig in den nun terminalen Nucellus

oder Sporangium *s* aus. Wenn es nunmehr verlaubt, so verzweigt es sich, es treibt einen seitlichen neuen Zweig *b* unter dem terminalen Nucellus hervor, welcher sich ebenso wie der Grundtheil des primären Blättchens laubartig ausbildet und indem er, kräftiger werdend als der terminale Nucellus, denselben zur Seite drückt und sich selbst in verlängerte Richtung des Grundtheils stellt, bildet er mit diesem ein einziges Blättchen (dann etwa Fig. 79). So zeigt es die Entwickelungsgeschichte der Schizaeaceen und so ist auch die Entwickelung des verlaubenden Ovularblättchens für jene Fälle anzunehmen, in denen die Verlaubung später als die Anlage des Nucellus eintrat; denn dann war gewiss wie im normalen Falle der Nucellus ursprünglich terminal, am verlaubten Ovularblättchen jedoch erscheint er lateral. Mit der Verlaubung muss er stets lateral gestellt werden, weil dabei immer der laubige Blattzweig kräftiger, voluminöser wird als der Nucellus; aber auch in vielen normalen Eichen überwiegt bald der seitliche Blattzweig, der sich als Integument tutenförmig geschlossen ausbildet, über den Nucellus, der Dorsaltheil des Integuments stellt sich in verlängerte Richtung des ursprünglichen Ovularhöckers und rückt den Nucellus in laterale Stellung (Fig. 80). Dies ist bekanntlich ein mittleres, aber immer noch sehr frühzeitiges Entwickelungsstadium des anatropen Ovulums. Wenn dann noch eine weitere kräftige Streckung des im Integument enthaltenen Rückentheils des Ovularblättchens (resp. seines laubigen Zweiges) stattfindet, so wird der Nucellus schliesslich umgekehrt und die Kappe mit ihm. So erklärt sich durch das gewonnene Verständniss der Herkunft des Ovulums und seiner Integumente auch die merkwürdige Erscheinung der vorherrschenden Anatropie des Ovulums. Auch in der Verlaubung vorkommende derartige kappenförmige Ovularblättchen habe ich vor Kurzem für Aquilegia abgebildet.

Wenn aber das ursprüngliche Kraftverhältniss zwischen Nucellus und Blattlappen (Rückseite des Integuments) sich dauernd erhält, so bleibt der Nucellus terminal und das Integument um ihn lateral, woraus die Form des atropen oder anatropen Ovulums resultirt.

Es kann aber das Kraftverhältniss, so wie es in dem früheren Falle erst im Verlaufe der weiteren Entwickelung sich umgekehrt auch gleich im Anfang der Entwickelung schon umgekehrt statt,

haben, wenn nämlich die Verlaubung frühzeitig und früher noch als die Anlage des Nucellus beginnt. Es sei wieder *oh* in Fig. 79 der ursprüngliche Ovularhöcker, der sich in die beiden Zweige zu theilen hat. Wenn nun der laubige Blattzweig *b* von Anfang an überwiegt, so wird er gleich in verlängerter Richtung des Ovularhöckers sich bilden und der Nucellus *n* gleich anfangs und schon am Ovularhöcker, dem jungen Blattzipfel, lateral in derselben Lage auftreten, in welche er in dem früheren Falle erst später durch Ueberwiegen des Laubzweiges gelangt war. In beiden Fällen ist aber der Nucellus und der Laubzweig der nämliche, nur nach dem wechselnden Kraftverhältniss bald der eine bald der andere terminal oder lateral angelegt.

Gleich anfangs kräftiger als der Nucellus kann der laubige Zweig aber nur dann auftreten, wenn der Ovularhöcker vergrünt und zwar schon frühzeitig und intensiv vergrünt und verlaubt, also nur in der Abnormität und nur in dieser kann deshalb der Nucellus seitlich aus der Oberseite hervorsprossen. Dasselbe gilt von dem gleich ursprünglich lateralen Ursprung des Sporangiums (oder Sorus) aus dem Sporenblättchen der Farne, nur dass da die Verlaubung normal eintritt.

Nachdem wir somit zur Genüge begreifen gelernt haben, dass der frühzeitig terminal angelegte und der später oder auch von Anfang an am Ovularblättchen laterale Nucellus identisch sind und dass in derselben Weise auch die terminale Fortsetzung des Fiederblättchens (*b* in Fig. 79) identisch ist mit dem lateralen Blattzweig (*b* in Fig. 78), aus welchem durch um den Nucellus herumgreifende Tutenbildung das Integument entsteht, so können wir auch die im Anfange des gegenwärtigen Abschnitts gestellte Frage ganz bestimmt dahin beantworten, dass es für die Homologie der Blatttuten ganz gleichgiltig ist, ob die Tute einen terminal oder lateral angelegten Nucellus (oder Sporangium resp. Receptaculum) oder auch gar keinen umfasst. Es ist also vollkommen berechtigt, wenn die Tute des Syringablattes und das Integument für die nämliche morphologische Bildung erklärt und wenn alles das, was von der Bildung der ersteren gilt, auch auf das Integument und den Indusialbecher angewandt wird.

Die Identität der Integumenttute mit und ohne terminal ange-

legten Nucellus lässt sich auch noch mit der Entwickelung einer solchen Tute nachweisen. Die Entwickelung einer leeren Blatttute, z. B. am Carpid von Geum (Payer, Organogénie de la fleur) beginnt mit einer grubenförmigen Aushöhlung des breiten Gipfels der Carpidanlage, ihr bisheriger Gipfelpunkt hört nämlich auf zu wachsen und um ihn erhebt sich eine Kreiszone als Becherwand, in welcher auch die Spitze des Carpids liegt. Es weicht somit der Mediantheil des die Tute bildenden Endtheils um einen bestimmten Winkel von der bisherigen Wachsthumsachse der Blattanlage ab, ebenso wie der seitlich unter dem terminalen Nucellus (Fig. 78) entstehende Blattlappen *b* und ebenso wie der unter dem terminalen Nucellus (in Fig. 35) entstehende Rückentheil des Integuments es thun würde. Würde sich der Nucellus oder das Sporangium *s* verspäten, d. h. in dem Stadium, wo die Tute sich zu erheben anfängt, vorläufig gehemmt sein, so würde der für ihn bestimmte Terminalpunkt *t* der jungen Anlage vor der Tutenbildung als Grundtheil des sonst völlig identischen Bechers verbleiben; er könnte später innerhalb der Tute noch hervorwachsen oder auch gänzlich unterdrückt bleiben. Das Sporangium *s*, mag es sich nun früher oder später bilden, ist in Bezug auf das ganze tutenförmige Blättchen, dessen Gipfelpunkt in *a* liegt, ein seitliches Produkt desselben, in Bezug auf das jugendliche Stadium vor der Kappenbildung, dessen Gipfelpunkt in *t* liegt, ist es aber ein Terminalgebilde.

Wir müssen also zwei relative, in verschiedenen Entwickelungsstadien auftretende Terminalpunkte unterscheiden, den Terminalpunkt der Anlage vor der Tutenbildung als Erzeuger des Nucellus oder Sporangiums und den Terminalpunkt des erwachsenen Tutenblättchens. Der frühere Terminalpunkt wird zum Lateralpunkt im Verlaufe der Entwickelung und dies beweist wohl am besten, wie wenig es bei der Abschätzung der Homologien auf die terminale oder laterale Entstehung eines Gebildes ankommt. Die beiden relativen Terminalpunkte weist aber auch das sporangienbildende Fiederblättchen einer Schizaeacee auf; der frühere Scheitelpunkt desselben ist wieder jener, dem das Sporangium entstammt, der des erwachsenen Blättchens ist aber in der Spitze des seitlich darunter entstandenen Blattlappens (*b* in Fig. 78) gegeben.

Das fertile Blättchen von Botrychium hat nur einen Terminal-

punkt, denselben, der das Sporangium bildet, dafür bleibt es unverlaubt. Wir sehen, der phylogenetische Fortschritt besteht in einem zunächst lateralen, dann aber terminal werdenden Zuwachs des Blättchens, womit die erst nachträglich, dann aber gleich ursprünglich laterale Stellung des ursprünglich terminalen Sporangiums verbunden ist. Der letzte phylogenetische Schritt besteht dann in der Klasse der Farne darin, dass wiederum der erstere Terminalpunkt entfällt, d. h. noch vor Anlage des Sporangiums (oder Sorus) lateral wird und letzteres nach dem Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung gleich von Anfang an lateral auftritt.

Alles nun, was von der relativen oder scheinbaren Verschiebung des Sporangiums und des nackten Sorus gesagt worden, gilt ebenso auch von der Verschiebung des behüllten Sorus, also des Indusiums, der zunächst subterminalen Blatttute, in die blattunterständige Stellung.

Ein Fiederblättchen eines Farns, bei dem das subterminal angelegte Indusium zuletzt unterständig wird, besitzt im Verlaufe der Entwickelung sogar drei verschiedene Scheitelpunkte, der erste ist wieder jener der ersten Anlage, aus welchem das Sporangium oder Receptaculum hervorgeht. Der zweite Gipfelpunkt ist im Rande des Indusialbechers gelegen, der dritte, welcher zuletzt entsteht, gehört dem Blattlappen (z. B. Cibotium) und ist der definitive Scheitelpunkt des ganzen Blättchens. Ebenso verhält sich, zunächst unter Voraussetzung einer analogen Entwickelung, ein verlaubtes Ovulum mit Grundspreite. So ist in Fig. 27 *t* der Terminalpunkt der jungen Anlage, aus dem der Nucellus wird oder doch geworden sein könnte, *a* ist der zweite Terminalpunkt, im Becher des Integuments gelegen, endlich *k* der zuletzt entstandene Terminalpunkt in der Grundspreite. Wir betrachten jetzt nur das Verhältniss der beiden Scheitelpunkte *a* und *k*.

Es frägt sich nämlich, welcher der beiden Scheitelpunkte die Spitze des Blättchens bildet, wenn sich dieses völlig flach und ohne Tute ausgestaltet. Was das Ovulum betrifft, so stimmt dasselbe in dieser Beziehung vollkommen überein mit dem Tutenblatte der Syringa. Wie bei diesem der Gipfelpunkt des ganzen Blättchens in der Spitze der Tute (Fig. 37—40) gelegen ist, ebenso wird beim Ovulum der Scheitelpunkt *a* der Tute zum Scheitelpunkte des flachen Ovularblättchens. Denn die Grundspreite, welche wie bei Syringa den verschmolzenen Seitenlappen des flachen Ovularblättchens ent-

spricht, wird nur in gewissen mittleren Verlaubungsgraden erzeugt, in denen noch die Integumentkappe angelegt worden ist. Unterbleibt die Kappenbildung, so unterbleibt auch die Bildung der Grundspreite, indem der untere Theil des Ovularblättchens mit dem oberen, nicht mehr kappenförmigen, zusammen als einfaches Ganzes, d. h. als einfaches Ovularblättchen verlaubt. Der Scheitelpunkt k ist also bei vollkommener (frühzeitiger) Verlaubung gleichsam ins Blättchen eingezogen, sowie auch der primäre Scheitelpunkt t, wenn die Anlage des Nucellus unterbleibt; es restirt nur der mittlere Gipfelpunkt a.

Anders verhält sich die Sache bei den Farnen. Wenn bei diesen das Fiederblättchen steril gebildet wird, so unterbleibt nicht nur die Bildung des Sporangiums oder des Sorus, sondern auch die des Indusiums völlig, der Scheitelpunkt a wird also mit dem Scheitelpunkt t zugleich eingezogen und wird das sterile Blättchen nur durch die Grundspreite repräsentirt. Die so häufige Abschwächung des Indusiums, mit welcher nach dem Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung auch die (umgekehrte) Entstehung des Indusiums aus der Grundspreite verbunden ist, macht bereits den Anlauf zum völligen Schwinden desselben; schon bei dem fertilen Fiederblättchen mit unterständigem Schleier verliert der in der Tute enthaltene Gipfelpunkt a seine Bedeutung als organischer Gipfelpunkt des Gesammtblättchens, welche dem Gipfelpunkte k der Grundspreite zufällt.

Die Uebereinstimmung im Formbildungsprozesse des Ovulums und der indusienbildenden Blattfieder wäre gewiss vollkommener, wenn Caspary's Ansicht sich bewährt hätte, welcher glaubte, dass in der Vergrünung die innere Integumentkappe zuletzt eingezogen oder auf Null reducirt werde. Dem ist aber nicht so, die Kappe öffnet sich nur (immer vergleichsweise gesprochen!) und verfliesst ohne Gliederung mit dem unteren Theile des Ovularblättchens. Hierin besteht also allerdings ein Gegensatz zwischen den Phanerogamen und den Gefässkryptogamen, aus welchem der weitere Gegensatz resultirt und uns klar verständlich wird, dass bei den letzteren das unbehüllte Sporangium (oder Sorus) auf die Unterseite, bei ersteren, wenn ihr Ovulum verlaubt, aber auf die Oberseite des Blättchens rücken muss. Jedoch besteht ursprünglich, vor dem Schwinden des Indusiums, doch volle Uebereinstimmung in der

Situirung des Sporangiums resp. Nucellus, denn innerhalb des Indusialbechers befindet sich das Sporangium oder der Sorus der Kryptogamen ebenfalls auf der Oberseite des ganzen Blättchens. Dies ist, wenn auch die Oberseite nicht so deutlich wie im Becher des verlaubten Ovulums differenzirt ist, daraus ersichtlich, dass die Tute eben auch nach der Unterseite der Grundspreite abrückt. Wäre es umgekehrt, wäre das Sporangium auch in der Indusialtute auf die Unterseite gesetzt und von ihr umgeben, wäre also der ursprüngliche Gipfeltheil des Fiederblättchens nach seiner Unterseite, entgegengesetzt wie bei den Phanerogamen, gerollt, so müsste entsprechend dem allgemein gültigen Gesetz der Spreitenverkehrung die Tute auf die Oberseite der Grundspreite versetzt werden.

Wir wollen unter den gewonnenen Gesichtspunkten und mit Zugrundelegung der durch die Syringablätter nahegelegten constructiven Erkenntnisse die Reihe der Bildungen, welche das Ovularblättchen und das Fiederblättchen der Farne annehmen kann (Fig. 20—29), noch einmal durchgehen. Das Blättchen kann hiernach auf ein einfaches, ein dreitheiliges und ein fiederschnittiges fünftheiliges Blättchen der Reihe nach zurückgeführt werden.

I. Fig. 20 und 21 sind noch ganz einfache Fiederblättchen.

II. Fig. 22 entspricht einem dreitheiligen Blatte, dessen Endzipfel das Sporangium ist, dessen Seitenzipfel aber hinter dem Endzipfel nach der Unterseite hin herumgeschlagen und mit den Innenrändern verschmolzen zu denken sind, womit der Endzipfel auf die Oberseite als Emergenz gelangt, während der Terminalpunkt der verschmolzenen Seitenblättchen zum Scheitelpunkt des ganzen Blättchens wird. In Fig. 23—25 ebenso, nur mit Tutenbildung des Verschmelzungskörpers der Seitenblättchen.

III. Fig. 26 und 27 (dann auch 28, 30 und 31) repräsentiren ein fünfzähliges Blättchen: Endzipfel und ihm benachbarte (obere) Seitenzipfel wie früher sub II, die beiden unteren Abschnitte sind, dem Gesetz der Spreitenverkehrung gemäss, nach der Oberseite hin zu einem Zipfel, der Grundspreite, verschmolzen, womit der obere dreitheilige Theil des Blättchens auf die Unterseite gelangt.

IV. Fig. 29 ist dann wieder einem dreitheiligen Blättchen äquivalent, dessen Seitenzipfel aber wie die zwei unteren Zipfel des fünftheiligen Blattes nach der Oberseite hin um das Sporangium herumgeschlagen und verschmolzen sind, womit dieses gleichfalls auf die Unterseite versetzt wird.

Die Ableitung des blattunterständigen Sorus und seines Indusium, falls es vorhanden ist, aus einem terminalen Sorus verlangt die Zugehörigkeit je eines Sorus zu einem Blättchen. Gegen die Allgemeingiltigkeit dieses Satzes könnte aber ein nach den gang und gäben Vorstellungen gewichtiger Einwand erhoben werden. Es giebt nämlich, namentlich unter den Polypodiaceen, Gattungen, deren Blattabschnitte auf den anastomosirenden Nerven der Blattunterseite zahlreiche Sori tragen (z. B. Meniscium, Niphobolus). Hier scheint es sicher, dass sich die Sori nicht auf ebenso viele Blattzipfel beziehen lassen.

Allein die Wahrnehmung, dass ein einfaches, aber complicirt genervtes Blatt oder Blattabschnitt durch allmähliche tiefer gehende Zertheilung in ein gelapptes, getheiltes, zuletzt ganz zusammengesetztes Blatt übergehen kann, ohne dass Grösse, Umriss, Nervatur besonders geändert würde, was vielfach die zerschlitztblätterigen Gartenvarietäten unserer Laubhölzer, sowie normale Mittelformen auf denselben Blättern oder auf Blättern derselben Pflanze (Gleditschia, Pimpinella saxifraga, Cruciferen etc.) zeigen, weist darauf hin, dass ein solches anscheinend einfaches Blattorgan einem zusammengesetzten äquivalent ist, und berechtigt dazu, es für wesentlich zusammengesetzt, für ein verschmolzenes Blattverzweigungssystem zu halten. Ein solches Blatt oder Blattabschnitt ist also kein einfaches Glied (Anaphyton), sondern, wie es Schultz-Schultzenstein nannte, ein „sympleurischer" Verschmelzungskörper mehrfacher Anaphyta, d. h. hier Blattzipfel (wie es z. B. Fig. 77 für Meniscium veranschaulicht). Auch in diesem Falle ist somit jeder Sorus das Produkt eines Blattzipfels, obzwar alle Blattzipfel zu einem polysoren Blattsegment vereinigt oder verschmolzen sind.

Indem ich in diesem Abschnitt den Nachweis der wahren Homologa aller Theile des Ovulums bei den Filices schliesse, kann ich nicht umhin, gewisse mehr oder weniger entgegenstehende Ansichten neuerer Morphologen zu berühren. So hat kürzlich Goebel

die Bezeichnung „Placenta“ auf das Receptaculum des Farnsorus ausgedehnt, in Folge der Meinung, dass ein Sporangium aus dem polyangischen Sorus der Hymenophyllaceen, Polypodiaceen u. s. w. dem ganzen Ovulum homolog ist. Da die letztere Ansicht entschieden falsch ist, so leuchtet auch das Unpassende dieser Terminologie von selbst ein, wenn überhaupt — und dies muss doch gefordert werden — mit dem gleichen Namen auch dasselbe Ding, also Homologie ausgedrückt werden soll. Denn ein Homologon des Receptaculum ist, eben weil das Ovulum monangisch ist, bei den Phanerogamen ebensowenig wie bei den Schizaeaceen vorhanden, und wäre es vorhanden, so müsste es innerhalb des (inneren oder einzigen) Integuments gefunden werden, woraus zu ersehen, dass die Placenta der Phanerogamen und das Recaptaculum der Farne zwei durchaus verschiedene Partien des Fruchtblattes sind.

Eher könnte man Prantl's Bemerkung (Untersuchungen etc. II. pag. 155), dass wohl die „Sorophore“ der Schizaeaceen Placenten genannt werden dürften, beistimmen, insofern der Sorophor die (freilich öfter verschmolzenen) Fiederblättchen trägt, welche die Homologa des Ovulums sind. Indessen ist auch der Sorophor, der Blattabschnitt, der die Sori trägt, mit der Placenta des Fruchtknotens nicht identisch, denn wenn wir uns das Fruchtblatt einer Schizaeacee zum monomeren Fruchtknoten (tutenförmig) geschlossen denken, so müssen auch die Sorophoren und überhaupt alle Blattzipfel ins Innere des Fruchtknotens gelangen und es zeigt sich, dass die Placenten, nämlich die Vereinigungsstreifen des Fruchtblatts auch nicht in den Sorophoren liegen können. Wenn man ein Homologon der Sorophoren und überhaupt solcher Blattsegmente, die nicht unmittelbar zu Ovulis umgebildet sind, sucht, so dürfte man sie vielleicht bei den Orchideen finden, wo die Ovula auf den Placenten in traubige Gruppen vereinigt sind, welche letzteren also Sorophoren mit mehreren Eichen entsprechen würden und zwar auch darin, dass die Sorophoren nach Prantl's Definition solche Lacinien höheren Grades sind, die am vegetativen Laubblatt nicht ausgegliedert werden.

Wenn ferner Prantl sagt (l. c. p. 154), der Funiculus sei zu vergleichen „mit einem Stiele des Sorus, wie er in der That bei manchen Farnen (besonders Cypellosoreen) vorhanden ist“, so ist

dies auch nur bis zu einem gewissen Grade richtig, nämlich nur dann, wenn ein solches Sorusstielchen zugleich der Grundtheil des ganzen Sporenblättchens ist, wie bei Thyrsopteris. Jedoch der Stiel eines Indusiums, welcher aus der Unterseite des Sporenblättchens oder aus der Spitze eines laubigen Sporenblättchens entspringen würde, wäre nicht dem Funiculus gleichwerthig, sondern dem Stielchen des inneren Integuments, welches in Vergrünungen, z. B. bei Alliaria (l. c. Fig. 17, 21, 34, 40 u. s. w.) sich bildet. Unsere Distinction ergiebt sich aus der Erkenntniss, dass die Spreite des Fiederblättchens, aus welcher der Sorus nebst Indusium entspringt, der Grundspreite des verlaubten Ovulums, also einem zum Ovulum (nämlich zum Ovularblättchen) selbst gehörigen Theile, welcher bei Hesperis geradezu das äussere Integument bildet, äquivalent ist.

V. Homologien der Ovula bei den übrigen Gefässkryptogamen (ausser den Farnen).

Die nächsten Verwandten der Farne, die Rhizocarpeen, mögen auch zunächst besprochen werden. Nach allem Vorausgeschickten kann es nicht zweifelhaft sein, dass das Sporocarp der Salviniaceen einem einfach behüllten Ovulum homolog ist. Ich verweise des Näheren auf den Vergleich, den ich im Botan. Centralblatt 1882 No. 22 in dem Aufsatz über vergrünte Eichen von Aquilegia zwischen dem Sporocarp der Azolla und dem Ovulum gezogen habe. Uebrigens ist auch die Uebereinstimmung mit dem fertilen Blattzipfel von Thyrsopteris, dessen Homologie mit einem monochlamyden Ovulum bereits hervorgehoben worden, evident. Die Sporocarpien der Salviniaceen differiren von einem einfach behüllten Ovulum nur insofern, als ihr Sorus polyangisch ist. Wenn aber die weibliche Frucht von Azolla wirklich schon ursprünglich monangisch wäre (dem freilich Griffith's Angaben entgegenstehen), so wäre die Uebereinstimmung derselben mit dem Ovulum noch vollkommener.

Nicht so einfach lässt sich die mehrkammerige Sporenfrucht der Marsiliaceen mit dem Ovulum vergleichen, obwohl sie ihm ebenfalls homolog sein muss, weil doch die Sporenfrüchte der Rhizocarpeen

überall, ob ein- oder mehrfächerig, gleichwerthige Gebilde sind. Indessen versteht sich diese mehrfächerige polysore Frucht sehr einfach als ein congenitaler Verschmelzungskörper, durch Verschmelzung mehrerer solcher Tuten, wie sie bei Salviniaceen einzeln existiren, hervorgegangen. Sie besteht aus ebensoviel verschmolzenen Blattgliedern oder Fiederblättchen als Fächer vorhanden sind. Die bei Pilularia gewöhnlich vierfächerige Frucht ist also einem viertheiligen oder zweijochig gefiederten Blättchen (nach Art des viertheiligen Blattes von Marsilia) äquivalent, die mehrfächerige, zwei Parallelreihen von Fächern besitzende Frucht von Marsilia aber einem mehrzählig paarig-fiedertheiligen Blättchen gleichwerthig. Man braucht sich nicht daran zu stossen, dass ein fiedertheiliger fertiler Abschnitt zu dem vierzähligen Blatt von Marsilia und ein zwei- bis vierzähliger fertiler Abschnitt zu dem spreitenlosen Blatte von Pilularia nicht zu passen scheint. Auch bei den Ophioglosseen, an welche sich die Marsiliaceen in Bezug auf Verzweigung des Blattes in einen sterilen dorsalen und einen fertilen ventralen Theil zunächst anschliessen, ist der fruchtbare Blatttheil oftmals reichlicher getheilt, z. B. bei Botrychium lunaria, nicht nur aus viel mehr primären Abschnitten bestehend, sondern deren untere auch noch in den zweiten Grad verzweigt. Bei Pilularia ist nun eine Reduktion der Spreite eingetreten, die am sterilen Blatttheil bis zum Schwinden derselben gediehen ist.

Das bei den Salviniaceen ungetheilte sporocarpe Fiederblättchen ist also bei den Marsiliaceen selbst wieder zwei- bis vieltheilig und jeder Theil tutenförmig gebildet. Die Scheidewände, die mit richtigem Takte gemeinhin als Indusien bezeichnet werden, sind die verschmolzenen Seiten- und Innenwände der Tuten, welche sich bei Marsilia zuletzt auch wirklich von einander trennen. Jedes dieser sogenannten Indusien entspricht auch durchaus der unterseitigen Wand von Trichomanes und Davallia, ist auch viel zarter als die mächtigen, zur Fruchtschale vereinigten Aussenwände. Auch lässt sich das fertile Fiederblättchen der Marsiliaceen mit dem schon früher erwähnten polysoren Ovularblättchen der Hesperis matronalis (Fig. 16 und 17) sehr wohl identifiziren. Aus einem solchen lässt sich das Sporocarp der ersteren dadurch ableiten, dass wir uns das in Fig. 16 am Grunde scheidige Blättchen rings glockig (gleich dem

äusseren Integument), die Wände der inneren Integumente aber unter sich durchaus verschmolzen und die Mündung der Glocke durch die Verschmelzung geschlossen denken. Hier sei gleich bemerkt, wie aus dieser gewiss zutreffenden Ableitung folgt, dass die Aussenwand dieses Sporocarps von der Blattoberseite des Blättchens dargestellt wird, worauf wir später zurückkommen werden. Von Interesse ist noch die Bemerkung, dass sich das gewöhnliche monosore Ovulum, so auch das verlaubte Ovularblättchen von Hesperis (Fig. 18) zu dem ungewöhnlichen polysoren Ovularblättchen derselben Pflanze (Fig. 16, 17) gerade so verhält, wie das monosore Sporocarp der Salviniaceen zu dem polysoren der Marsiliaceen. Was dann das Receptaculum betrifft, so verhält sich das centrale der Salviniaceen zu dem wandständigen der Marsiliaceen, wie das Receptaculum von Polypodium oder Cyathea zu dem längs der Blättchennerven gestreckten von Asplenium. Genauer möchte ich das längs der äusseren Tuten- oder Fächerwand gestreckte Receptaculum der Marsiliaceen als zusammengesetzt, als einer Reihe einfacher Salviniaceen-Receptacula entsprechend ansehen, weil es bei Marsilia nach Russow aus einer Reihe von 6—8 Mutterzellen hervorgeht, welche mittelst schiefer Wände sich theilend, eine Scheitelzelle bilden, aus der zuletzt ein terminales Makrosporangium erwächst, während die Mikrosporangien seitlich aus den Aussenzellen der weiter getheilten Segmente hervorgehen. Damit stimmt nun sehr wohl die Angabe von Griffith über die Entstehung des terminalen Makrosporangiums und mehrerer lateraler, später vom Makrosporangium zu verdrängender Sporangien aus der einfachen Columella der weiblichen Sporenfrucht von Azolla überein.

Die entwickelungsgeschichtlichen Angaben über die Sporenfrucht der Marsiliaceen, die übrigens bei verschiedenen Beobachtern sehr verschieden lauten, sind für die bereits feststehende Deutung der Sporenfrucht ohne Belang. Nach den Einen (Russow für Marsilia, Juranyi für Pilularia) sollen die Fächer durch innere Spaltungen entstehen und die Sorusmutterzellen eigentlich endogene Zellen sein. Wäre dies richtig, so würde diese Entwickelung ungefähr ebenso zu deuten sein, wie die Entwickelung des Fruchtknotens der Rafflesiaceen (nach Graf Solms-Laubach's schönen Untersuchungen). Was ich zur Aufklärung dieser letzteren Entwickelung in der Bot. Ztg. 1877

(Vergrünungsgeschichte der Eichen von Trifolium repens) vorgebracht habe und was auch Eichler acceptirt hat, gälte mutatis mutandis auch von der Entwickelung der Sporenfrucht der Marsiliaceen. Dieselbe wäre vom Anfang ihrer Entwickelung an ein so vollständiger Verschmelzungskörper, dass in ihr nicht nur die Indusialbecher unter sich, sondern auch deren innere Wand mit den Sorusanlagen verschmolzen aufträten. Die spätere mechanische Trennung dieser Theile wäre ein der mechanischen Verwachsung ursprünglich freier Theile entgegengesetzter Prozess.

Goebel hat jedoch für Pilularia in Bot. Ztg. 1883 den Angaben Juranyi's widersprochen und gezeigt, dass die Fächer als Grübchen an der Anlage auftreten, die sich zu den Fächern vertiefen, so dass also die Fächer wie beim einfächerigen Sporocarp der Salviniaceen von Anfang an vorhanden und nach aussen durch freie Kanäle geöffnet sind. Nach dieser Darstellung besteht von Anfang an nur eine Verschmelzung der Indusien untereinander, nicht aber eine Verschmelzung dieser mit den Soris. Die Entwickelung lässt sich vergleichen mit der Entwickelung mancher mehrfächeriger Fruchtknoten (z. B. von Tetragonia nach Payer's Organogén. Taf. 77) deren Fächer, obzwar auf Verschmelzung der Fruchtblätter beruhend, dennoch wie Grübchen im Blüthenboden sich zu bilden beginnen. Dieselbe Entwickelung glaubt Goebel auch für Marsilia annehmen zu dürfen, obwohl, wie mir scheint, Russow's Angaben und Abbildungen doch gar zu bestimmt lauten. Es wäre ja möglich, dass die Entwickelung in beiden Gattungen in der angegebenen Weise verschieden verliefe, was der Homologie der Sporenfrüchte übrigens keinen Eintrag thun würde. Wer freilich glaubt, dass die morphologische Deutung von der Entwickelungsgeschichte abhängt, wird bei der offenbaren Gleichwerthigkeit beider Sporocarpien lieber die gleiche Entwickelung nachzuweisen bestrebt sein.

Jedenfalls ist aber das Sporocarp der Marsiliaceen keine Stütze mehr für die von Prantl aufgestellte Identifizirung des behüllten Sorus mit der Mooskapsel. In anderem Sinne, als dies Prantl gemeint hat, ist allerdings der Blattzipfel, der den behüllten Sorus bildet, in niederem Grade homolog der Mooskapsel, nämlich nach der früher gegebenen Darlegung der Anaphytosenlehre, und so möchte ich Prantl's Hypothese als eine die Anaphytose noch etwas unklar

vorahnende Anschauung auffassen, vermischt mit dem Irrthum, dass die Marsiliaceenfrucht zwischen der Moosfrucht und dem Hymenophyllaceensorus in der Mitte stehe, während sie vielmehr durch ihre Zusammengesetztheit und Verschmelzung eine offenbar spätere, fortgeschrittenere Bildung als selbst der letztere repräsentirt.

Auf eine seltsame Homologie ist hierbei noch die Aufmerksamkeit zu lenken. Das einfache Sporocarp der Salviniaceen und das Ovulum sind homolog dem Sporocarp der Marsiliaceen, aber sie sind auch jedem Fache desselben mit dessen Sorus homolog. Diese Art von Homologie, durch welche der Theil dem Ganzen homolog gesetzt wird, ist schon Prantl aufgefallen und hat dieser Folgendes über sie bemerkt: „Es mag zwar paradox erscheinen, dass ein Gebilde homolog sein soll einem ganzen anderen Gebilde und einem Theil des letzteren; es ist dies eine Art von Homologie, welche man weder der allgemeinen noch der speziellen unterordnen kann, für welche wir aber im Pflanzenreich zahlreiche Beispiele finden; das einzige Carpell von Actaea z. B. ist zweifellos homolog einem einzelnen Carpell von Helleborus, es ist aber als ganzes Gynaeceum auch homolog dem ganzen Gynaeceum, d. i. mehreren Carpellen von Helleborus.“

Dieselbe zwiefache, verschiedengradige Homologie besteht auch zwischen dem Sporangium von Botrychium und einem polyangischen, zumal terminalen Sorus (der Hymenophyllaceen) und andererseits zwischen ersterem und jedem einzelnen Sporangium dieses Sorus. In gleicher Weise besteht der Anaphytose zufolge in dem erläuterten Sinne Homologie der Moosfrucht zuerst mit dem Sporocarp einer Rhizocarpee, dann aber mit jedem einzelnen Sporangium derselben. Man könnte, um ein recht imposantes Beispiel zu nennen, auch sagen, die Moosfrucht als ganze geschlechtlich erzeugte Generation sei homolog einem ganzen Farnstock und einem mächtig verzweigten Eichbaum, andererseits aber auch jedem Sporangium des ersteren und jedem Nucellus im Ovulum des letzteren.

Eine Erklärung dieses anscheinend logischen Widerspruchs ergiebt sich leicht aus dem Begriffe der pflanzlichen Anaphytose, als der Wiederholung oder Wiedererzeugung des Anaphyton (Sporogon) durch Verzweigung in verschiedene und verschieden sich differenzirende Grade. Die Wiederholung des Identischen in der Verzwei-

gung ist also der Grund jener doppelten Homologien; sowie ja ein ganz einfacher Stamm auch homolog ist einem verzweigten und zugleich als Spross auch jedem Zweige des letzteren.

Es erübrigt noch, das Verhältniss der Sporangien der Equisetaceen und Lycopodinen zum Ovulum zu eruiren, welches davon abhängen wird, ob diese Sporangien den Verzweigungsrang und Werth von Blattgliedern, wie bei Ophioglosseen, oder von Metablastemen, wie bei den Polypodiaceen, Cyatheaceen haben. Mit hierauf bezüglichen Reflexionen hat sich bereits Strasburger beschäftigt[1]) und als Resultat derselben vom Sporangium die Sporocyste unterschieden. Er bezeichnet nämlich die Sporangien der Ophioglosseen, Equisetaceen und Lycopodinen als Sporocysten, deren Begriff der ist, dass sie einem ganzen polyangischen Sorus homolog sind. Den Vorgang, auf dem diese Homologie beruhen soll, fasst Strasburger so auf, dass dabei die Sporangien eines polyangischen Sorus „eliminirt", d. i. ins Receptaculum aufgenommen worden sind. Er betrachtet also wie Prantl den polyangischen Sorus als das Frühere und lässt die Sporocyste aus ihm hervorgegangen sein, nur nimmt er eine Elimination oder Zurücknahme, Prantl dagegen eine Verarmung an.

Strasburger's Vorstellung von dem Verhältniss der Sporangien der Ophioglosseen zu dem Sorus z. B. der Hymenophyllaceen ist also derjenigen, zu welcher uns schon früher die Idee der Anaphytose geleitet hat, gerade entgegengesetzt, schon darum, weil wir den Sorus als das Spätere, das einzelne terminale Sporangium als das Frühere betrachten müssen. Abgesehen aber von dieser mehr theoretischen Differenz, enthält Strasburger's Unterscheidung der Sporocyste und des Sporangiums doch etwas Wahres, welches ich nach unseren vorgängigen Betrachtungen dahin näher bestimme, dass die Sporocyste einem Blattgliede (Fiederblättchen), das gewöhnliche Sporangium aber einem Metablastem des Fiederblättchens gleichwerthig ist.

Es ist nun zu untersuchen, ob die Sporangien der Equisetaceen und Lycopodinen wirklich dem obigen Begriffe der Sporocyste entsprechen.

---

1) Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Bot. Ztg. 1873.

Was die Equisetaceen betrifft, so ist die Entscheidung hierüber dadurch erschwert, dass die Sporenblätter schildförmig gebildet sind. Hier hilft zunächst der Vergleich mit den in phylogenetischer und überhaupt in vergleichend-morphologischer Hinsicht so wichtigen Ophioglosseen, welche gegenwärtig den wahren Ausgangspunkt der Phyle der Gefässkryptogamen repräsentiren. Wir finden die schildförmige Bildung der Sporangienträger bereits bei einer Ophioglossee, der tropischen Helminthostachys zeylanica, die ich zwar nur aus Beschreibungen und Abbildungen kenne (Payer, Botanique cryptogamique, p. 205, fig. 1023, 1024; Luerssen, medicinisch-pharmaceutische Botanik, I. Th., Kryptogamen, p. 590), welche aber wohl genügen, um sich von ihr eine in den Hauptpunkten zutreffende Vorstellung zu bilden. Die Sporangien dieses Farns sind quirlförmig zu 3—4 der Unterseite je einer schildförmigen, lappig-zerschlitzten Schuppe am Ende eines Zweigleins[1]) des rispenförmigen fertilen Blattabschnitts, wie auch zu 1—2 dem stielartigen Theil dieses Zweigleins inserirt. Jedes der Sporangien des Quirls wird von oben von einem selbst wieder schlitzig-gezähnten Hauptlappen des Schildchens bedeckt. Jedes Zweiglein aber ist einem zwei Reihen Sporangien tragenden Segmente von Botrychium offenbar äquivalent; jedoch ist das erstere von Helminthostachys ein radiäres, das von Botrychium ein bilaterales Gebilde. Analog verhält sich auch das radiäre Schildchen der Equisetenblüthe (vulgo Aehre) zum vegetativen Blatte der Schachtelhalme. Es frägt sich nun, ob diese beiden Bildungen mit einander vergleichbar, d. i. eines aus dem andern ableitbar sind? Goebel negirt die Zulässigkeit irgend welcher Vergleichung derselben, indem er dabei Milde's Ansicht zurückweist, welcher auf Grund einer Abnormität gefunden hatte, dass die Sporangien der Equiseten eigentlich auf der Oberseite ihres Fruchtblattes entspringen. Goebel benutzt diesen Ausspruch Milde's zu einem Seitenhieb auf den morphologischen Werth der Abnormitäten.

Die Begriffe radiär und bilateral sollen nach derartiger Auffassung so verschieden sein, dass sich die ihnen entsprechenden Objekte gar nicht vergleichen lassen. Dagegen muss aber betont

---

1) Natürlich ist damit kein Kaulomzweig, sondern ein Phyllomzweig gemeint.

werden, dass zwischen den Naturobjekten keine solche Kluft gähnt, wie zwischen den Begriffen unserer abstrakten Definitionen. Eines hat sich aus dem Andern entwickelt, überall giebt es Uebergänge zwischen den Extremen und Manches, das sich jetzt ganz anders als in der Stammform entwickelt, ist aus seinem begrifflichen und entwickelungsgeschichtlichen Widerpart abzuleiten. Auch die schildförmige Blattbildung muss aus der bei der Pflanze primären bilateralen ableitbar sein und ist es auch; das „Wie“ demonstriren aber gerade jene Uebergänge, welche, wenn sie in den sog. Abnormitäten auftreten, so vielfach unterschätzt werden[1]).

Was zunächst die Schildchen der Equiseten betrifft, so habe ich selbst einmal im sogenannten „Ringe“ deutliche Uebergangsformen vom gewöhnlichen bilateralen Blatte zum radiären schildförmigen beobachtet, wie sie die halbschematischen Figuren 81—83 darstellen. Fig. 81 war noch ein vollkommen bilaterales Blatt mit gesonderter Ober- und Unterseite; der Endtheil der Blattunterseite hat bereits deutlich die Färbung und Beschaffenheit der Oberseite des Schildchens angenommen und fängt an, sich durch einen sanften Bug von dem übrigen Grundtheil der Blattunterseite abzusondern. In Fig. 82 oder 84 ist das gerundet dreieckige Schildchen noch deutlicher abgesetzt, in Fig. 83 ist durch Vorziehen des quer über die Unterseite ausgebildeten Randes, stielförmige Abrundung und Zusammenziehung des das Schildchen tragenden Blatttheils ein fast

---

1) In einem Vortrage: „Die Teratologie als Behelf der phylogenetischen Forschung“ (Kosmos, VI. Jahrg. 1882) anerkennt E. Heinricher die phylogenetische Bedeutsamkeit der Teratologie im Allgemeinen, schliesst aber sonderbarer Weise die Vergrünungen, gerade oft die bedeutsamsten Abnormitäten, davon aus. Als Grund wird angeführt, dass die Chloranthien von Insekten verursacht werden. Gewiss giebt es solche Fälle, aber ebenso gewiss hat die Mehrzahl der Vergrünungen, und gerade die morphologisch werthvolleren, nicht diese Ursache. Die von Insekten verursachten Chloranthien sind darum morphologisch und phylogenetisch meist unbedeutsam, weil sie z. B. statt der Blüthentheile, soviel ich gesehen habe, meist ein Convolut krankhafter Laubblättchen, die auf die normalen Blüthenblätter nicht zurückführbar sind, erzeugen. Aber auch wenn wirklich die morphologisch bedeutsamen Vergrünungen, welche nämlich Anamorphosenreihen produciren, durch Insekten verursacht wären, so wäre das doch kein triftiger Grund, sie morphologisch und phylogenetisch zu verwerfen, weil es nur darauf ankommt, ob die Vergrünung nachweisbare Anamorphosenreihen liefert oder nicht, die Ursache der Vergrünung aber ganz gleichgültig ist

normales Schildchen geworden. In Fig. 82 war unterhalb des neuen Spreitenrandes unterseits ein Sporangium angelegt. Aus diesen Zwischenformen ist ersichtlich, dass die Oberseite des Schildchens in der That einem Theil der Blattunterseite des bilateralen Blattes entspricht und dass die Sporangien nächst dem Rande theils der ursprünglichen Oberseite, theils der Unterseite angehören.

Das Schildchen von Helminthostachys ist ferner in derselben Weise aus einer zwei Reihen Sporangien tragenden Blattlacinie von Botrychium herzuleiten. Dass auch hier die Oberseite des Schildchens der Blattunterseite des bilateralen Blattzipfels entspricht, lässt sich daraus schliessen, dass auch in den beiden anderen Gattungen Botrychium und Ophioglossum die Blattunterseite im Wachsthum über die Oberseite prävalirt, so dass die doch gewiss randbürtigen und Blattzipfeln äquivalenten Sporangien oder Sporocysten (bei Botrychium thun es selbst die Blattläppchen des sterilen Abschnitts) immer bedeutend nach der Oberseite hin verschoben erscheinen, so dass sie sich auf dieser beinahe berühren. Wenn nun ein solcher sporangientragender Endtheil des Abschnitts in der für Equisetum geschilderten Weise schildförmig sich bildet, so wird daraus richtig die Stellung der Sporocysten auf der Unterseite des Schildchens resultiren. Die Sporangien von Helminthostachys sind ohne Zweifel wie bei den übrigen Ophioglosseen Blattlacinien homolog, nur werden sie durch die schildförmige Ausbildung des sie tragenden Blatttheils nach der Unterseite des Schildchens gedrängt, und dasselbe darf also auch für Equisetum angenommen werden.

Die zerschlitzten Läppchen, in welche das Schildchen von Helminthostachys über den Sporangien auswächst, sind mithin den über den ursprünglich randständigen Sporangien hervorwachsenden Blattläppchen der Schizaeaceen analog und dürften sich wohl auch ebenso später als die Sporangien bilden.

Vergleichsweise sei hier zu besserer Bekräftigung alles dessen, was wir bisher erkannt haben, auch auf die schildförmigen Frucht- und Staubblätter vieler Gymnospermen verwiesen. Während bei Cycas die Ovula evident blattrandständig sind zum bilateralen Fruchtblatt, sehen wir bei Zamia die beiden Ovula, die gewiss auch Blattzipfeln äquivalent sind, am Rande des Fruchtschildchens, ebenso wie die Sporocysten von Equisetum, beiderseits nach der Unterseite

des Schildchens gerückt. Ebenso verhält sich auch das Schildchen des Staubblattes von Taxus mit seinen Pollensäckchen, welche daher auch Sporocysten, d. h. Blattzipfeln äquivalent sind. Der gelappte Rand oberhalb der Pollensäcke ist aber offenbar den Läppchen am Schildchen von Helminthostachys gleichzusetzen. Dass auch hier die Oberseite des Schildchens der Unterseite des bilateralen Blattes entspricht, beweist die Uebergangsform bei den Abietineen, wo das Schildchen als Crista nur etwa so wie an dem abnormen Uebergangsblatte von Equisetum in Fig. 81 und 82 entwickelt ist, und die zwei Pollensäckchen unter dem unteren Rande (wie bei Juniperus, Cupressus etc.) stehen, und noch deutlicher die pollenbildenden Deckblätter androgyner Zapfen der Abietineen (s. H. v. Mohl's und Stenzel's betreffende Arbeiten), wo die beiden Pollensäckchen auf der Rückseite des Deckblatts unter der Crista stehen. Eine ähnliche Mittelform zwischen der rein bilateralen und der rein radiären Form wie Fig. 82, 84 bei Equisetum stellen ferner die Staubblätter von Cycas dar, sehr evident zeigen besonders die am Grunde der männlichen Blüthe stehenden Uebergänge in gewöhnliche Schuppenblätter, dass die Oberseite des endständigen Schildchens aus der Unterseite der Schuppe hervorgeht.

Die schildförmigen Bildungen der Fruchtblätter (resp. Staubblätter) der Gefässkryptogamen und Gymnospermen sind hiernach morphologisch verschieden von den schildförmigen Blättern der Angiospermen, an denen die Oberseite des Schildes von der Oberseite des flachen bilateralen Blattes gebildet wird. Die schildförmige Bildung dieser Blätter beruht auf Verschmelzung der beiden basalen, nach der Blattoberseite herumgeschlagenen Spreitenlappen. Ich erwähne hier die von mir und anderen beobachteten am Grunde schildförmigen Laubblätter der Haselnuss, die mit normalen herzförmigen Blättern am selben Zweig zusammen vorkommen. (Vergl. Fig. 68 u. 69.) Auch die schildförmigen Antheren, welche die Pollenfächer auf der Oberseite des Schildes tragen (s. Pringsh. Jahrb. Bd. XI, Heft 1, S. 133), entsprechen dem Typus der schildförmigen Laubblätter.

Die Sporangien der schildförmigen Fruchtblätter (resp. Staubblätter) der Gefässkryptogamen und Gymnospermen, ursprünglich Blattzipfeln gleichwerthig (bei Helminthostachys), sind also bei

Equisetum und Taxus vom Rande sowohl nach der Oberseite als nach der Unterseite des Blattes abgerückt, bei den Cupressineen und Abietineen (auf den Staubblättern) nur auf die Unterseite beschränkt und sind damit emergenzwerthig geworden.

Was die Lycopodinen (Dichotomen nach Sachs) betrifft, so müssen wir die isosporen Lycopodiaceen und die heterosporen Selaginellaceen und Isoëtes besonders betrachten. Strasburger hat es bereits wahrscheinlich gemacht, dass das an der inneren Basis des Fruchtblattes oder in der Axille desselben bei Lycopodium entspringende Sporangium dem ventralen, jedoch auf ein Sporangium reducirten Blatttheil der Ophioglosseen, also einem ventralen Blattzipfel äquivalent ist. Eine wirkliche Reduktion im phylogenetischen Sinne ist jedoch schwerlich anzunehmen, vielmehr ist es mir wahrscheinlicher, dass sowohl die Lycopodiaceen als auch die Ophioglosseen von einem gemeinsamen Stamme abstammen, der die einfachen Fruchtblätter der Lycopodiaceen besass, und dass die reichere Verzweigung der beiden Abschnitte des fertilen Blattes der Ophioglosseen ganz selbständig progressiv erfolgt ist. Phyloglossum möchte jenem hypothetischen gemeinsamen Typus noch näher stehen. Das Sporangium (oder Sporocyste) der Lycopodien ist mithin einem nackten Ovulum völlig homolog.

Sowie also die kryptogamen Fruchtblätter mit randständigen Sporocysten, wie Botrychium, Ophioglossum, das Prototyp sind der phanerogamen Carpiden mit blattrandständigen Ovulis, ebenso ist das Fruchtblatt von Lycopodium mit axillärer (oder subaxillärer) Sporocyste das Prototyp eines Carpids mit axillärem Ovulum (z. B. Euphorbia, Ranunculus), und somit auch für ein Carpid mit zur Blüthenaxe terminalem Ovulum (z. B. Polygoneen), welches trotz dieser Stellung gewiss einem Carpide des Fruchtknotens zugehört[1]).

Betreffend den „Sporangienstand" von Psilotum und Tmesipteris habe ich in der Abhandlung: „Zur Kritik der Ansichten von der

1) S. hierüber meine Abhandlungen über die Placenten und über die Fruchtschuppe der Abietineen.

Fruchtschuppe der Abietineen" gezeigt, dass derselbe kein Kaulomzweig ist, wie mehrfach auf Grund der Entwickelungsgeschichte behauptet worden, sondern ein zwei bis drei Sporangien tragender Blatttheil, ebenfalls homolog dem fertilen Blatttheil der Ophioglosseen, aber nicht so stark wie bei Lycopodium „reducirt", oder besser gesagt, durch Verzweigung des Lycopodiensporangiums herzuleiten. Der sterile zweitheilige Blatttheil bildet sich aber verspätet und daher nach dem Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung aus dem stielförmigen Träger der Sporangiengruppe. Diese entspricht der drei- bis vierzähligen Gruppe eines Blattzweigleins von Helminthostachys, nur ist der lappige Schild der letzteren Gattung bei den Psiloteen nicht entwickelt. Die Sporangien der Psiloteen sind ferner, ganz ähnlich wie die Sporangien der Marattien, zu einem gefächerten Sporangium verschmolzen.

Da hier eben von diesen Verschmelzungen die Rede ist, so möge im Rückblick auf die interessante Stufenreihe der Verschmelzungskörper der verschiedenen generativen Verzweigungsgrade des Anaphyton hingewiesen sein.

1. Bei den Angiospermen verschmelzen die tutenförmigen Fruchtblätter einer Blüthe zum gefächerten Fruchtknoten;
2. bei den Marsiliaceen verschmelzen die auch laubig-tutenförmigen Blattglieder eines Fruchtblattes zu einem zwei- bis vielfächerigen Sporocarp, als Homologon eines behüllten polysoren Ovulums;
3. bei den Psiloteen verschmelzen die eher noch als Blattglieder (Sporocysten) denn als Emergenzen anzusprechenden Sporangien mit einander, als Homologon eines verzweigten (in abnormen Fällen zu beobachtenden) aber nackten Ovulums;
4. bei den Marattien verschmelzen die zahlreichen entschieden emergenzartigen Sporangien zu einem mehrfächerigen Homologon verschmolzener Nucelli eines Ovulums (Ovularblättchens).

Bei den Selaginellen kommt zum axillären Sporangium noch die Ligula hinzu. Sie entspringt am Blattgrunde über dem Sporangium und zwar erst nach dessen Anlage. Ihre Deutung ist nach den bei Schizaeaceen gemachten Beobachtungen nicht schwer. Wenn das Sporangium der ventral gestellte Blattzipfel ist, so erscheint

die Ligula als der nämliche Blattlappen, der bei den schleierlosen Schizaeaceen später oberhalb der Sporangien hervorwächst. Nur ist hier bei der ventralen Stellung des Sporangiums dieser Blattlappen, da er als Ligula äusserst schwach gebildet ist, mit dem Fruchtblatte etwas verschmolzen, so dass er de facto aus dem Fruchtblatte selbst hervorwächst. Das Sporangium steht wie bei den Schizaeaceen und überhaupt nach der bei Farnen herrschenden Regel auf der Unterseite der Ligula, welche ihre Oberseite dem Fruchtblatt zukehrt, was dem Gesetz der Spreitenemersionen vollkommen entspricht (auch bei den Ophioglosseen kehren die beiden Blatttheile einander die Blattoberseiten zu).

Bemerkenswerth ist allerdings, dass die Ligula auch am Grunde aller sterilen Blätter sich findet. An diesen ist es das abgeschwächte ventrale Blättchen ohne Sporangium, sowie analog am fertilen Blatte von Mohria einzelne Blattlacinien steril ohne Sporangium vorkommen (s. Prantl, l. c. Fig. 20B). Anknüpfend an unsere phylogenetische Hypothese (und an die Anaphytosenlehre) dürfen wir uns vorstellen, dass ursprünglich alle Blätter fertil waren (wie bei den Ophioglosseen noch jetzt fast alle fertil sind), dass aber dann die Fertilität auf bestimmte Zweigspitzen eingeschränkt worden ist, wobei die sterilen Blätter die Ligula als ererbten Ueberrest beibehielten.

Interessant ist Isoëtes durch die Homologien seines Fortpflanzungsapparats. Die Homologie der Ligula von Isoëtes und der von Selaginella ist anerkannt und schon im Namen ausgedrückt, obschon in der Entwickelung der Unterschied besteht, dass die Ligula von Isoëtes bedeutend früher aus dem Fruchtblatt hervorsprosst als das Sporangium. Als etwas Neues im Verwandtschaftskreis der Dichotomen kommt bei Isoëtes eine Hülle des Sporangiums, das Velum, hinzu, welches ohne Frage dem Indusium der Farne gleichwerthig ist. Wie bei Selaginella ist der ventrale Blattzipfel, der Ligula genannt wird, dem Grunde des Fruchtblattes an- oder eingewachsen. Einer solchen congenitalen Verwachsung ist auch die Entwickelung nicht ungünstig, da die Ligula nahe am Blattgrunde angelegt und dann emporgehoben wird, so wie z. B. die Stamina von der Kronröhre, der sie congenital eingewachsen sind. Die Ligula mit Velum und Sporangium ist somit homolog einem Blattzipfel von Cyathea mit seinem behüllten Sorus, und in beiden Fällen

geht die Bildung des Blattzipfels der Anlage des behüllten Sorus voraus. Es scheint auch, dass das Isoëtessporangium eigentlich ein Sorus von mehreren wie bei Marattia verschmolzenen Sporangien ist und dass die Trabeculae die unvollständigen Scheidewände derselben bedeuten. Da nun ein Farnblattzipfel mit unterständigem Indusium einem doppeltbehüllten Ovulum homolog ist, so ist damit auch die Homologie von Isoëtes ausgesprochen: es entspricht das Velum dem inneren Integument, die Ligula der Grundspreite des halbverlaubten Ovulums, dem laubigen Aequivalent des äusseren Integuments[1]).

VI. Homologien der Ovula der Gymnospermen.

Nachdem die Gymnospermie der Cycadeen und Coniferen theils durch randständige, Blattfiederblättchen ersetzende Stellung der Ovula von Cycas, theils durch die blattunterständige Stellung der Ovula der Abietineen in den Anamorphosen durchwachsener Fichtenzapfen vollkommen klar und sicher erwiesen ist, sind auch die Homologien der Gymnospermen und Gefässkryptogamen klar geworden. Die Cycadeen entsprechen dem Typus eines Farns mit blattrandständigen Sporangien oder Sori, theilweise auch dem Equisetentypus, die Coniferen mit ihrem flächenständigen Eichen dagegen theils den Farnen mit blattunterständigen Soris, theils den Lycopodinen mit ventralem Sporangium.

Ueber die Ovula der Cycadeen ist wenig mehr zu bemerken; sie unterscheiden sich von den homologen Sporangien der Ophioglosseen wesentlich nur dadurch, dass sie behüllt sind, und ihre Fruchtblätter durch ihre Einspreitigkeit von dem doppelspreitigen Fruchtblatt der letzteren. Durch das Dasein von Indusien nähern sich den Cycadeen wiederum die Hymenophyllaceen, entfernen sich aber durch flach blattartige Entwickelung des unteren Theils des Sporenblättchens und durch den polyangischen Sorus an Stelle des einzigen Sporangiums. Ueber die schildförmigen Fruchtblätter der

1) Diese Deutung habe ich schon in der Abhandlung: „Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen" gegeben.

Zamieen und ihre Homologie mit den Equisetenschildern ist schon im vorigen Abschnitt das Nöthige gesagt worden.

Bei den Coniferen müssen wir uns dagegen etwas länger verweilen, denn deren Homologien werden noch meistens (auch von einem gründlichen Kenner derselben, Eichler) sehr missdeutet. Obzwar ich diese Homologien schon in der mehrfach citirten Abhandlung über die Fruchtschuppe der Abietineen beleuchtet habe, wird es doch nicht unangemessen sein, sie hier im Zusammenhange mit dem bisher Dargelegten in Kürze nochmals zu besprechen, zumal als Eichler in seiner Entgegnung auf meine „Kritik" meine Darlegung jener Homologien sehr absprechend beurtheilt hat[1]).

Strasburger fasst die zahlreichen Familien der Coniferen in zwei Hauptgruppen zusammen, in den Araucariaceen (wozu die eigentlichen Araucarieen, die Abietineen, Cupressineen, Taxodieen gehören) und in den Taxaceen (dahin die eigentlichen Taxeen, die Podocarpeen und Cephalotaxeen). Ich halte mich an diese in der That ganz vorzügliche Eintheilung, denn diese beiden Unterabtheilungen der Coniferen sind in der That so verschieden, dass wir sie hier auch getrennt behandeln müssen.

Die Ovula der Araucariaceen Strasb. besitzen bekanntlich nur ein Integument und entspringen aus der Unterseite der Carpiden, welche zur Fruchtschuppe verschmolzen in der Achsel des Deckblatts stehen, diesem nach dem Gesetz der Spreitenverkehrung ihre Oberseite zukehren und mit ihm, bei den Abietineen wenig, sonst sehr hochgradig verwachsen sind. Auf das Faktum der unterseitigen Stellung der Ovula ist zuerst Stenzel beim Studium der Anamorphosen der Fichtenzapfen gestossen, und dies kam ihm aus dem Grunde, weil bei den Angiospermen die Ovula, wenn nicht am Blattrande, aus der Oberseite des Carpids hervorsprossen, anfangs so unwahrscheinlich vor, dass er längere Zeit an der Richtigkeit seiner Beobachtung zweifelte, bis er sich überzeugte, dass vielfach wiederholte Untersuchungen immer dasselbe Resultat ergaben.

Aber auch dann, wenn man die abnormen Anamorphosen nicht

---

1) S. dessen Entgegnung auf meine „Kritik" in den Schriften der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, und meine Antwort hierauf in den Sitzungsberichten der böhm. Gesellschaft der Wissenschaften vom vorigen Jahre.

berücksichtigt und die von Sachs und Eichler für die Araucariaceen gelehrte Auffassung, dass die Fruchtschuppe eine Excrescenz des Fruchtblattes ist, acceptirt, muss man anerkennen, dass die Ovula der Blattunterseite angehören. Denn die Excrescenz muss ebenfalls ihre Oberseite gegen die Oberseite des Fruchtblattes, zu dem sie gehört, gewendet haben, was denn auch die Orientirung der Gefässbündel bestätigt. Freilich ist die Fruchtschuppe nur bei den Abietineen, wo sie so mächtig ist, vom Deckblatt (resp. Fruchtblatt) soweit frei, dass der Ursprung der Ovula aus der Unterseite dieser Schuppe selbst sofort evident ist. Aber auch bei den Cupressineen, deren Fruchtschuppe mit dem Deckblatt sehr stark verschmolzen ist, so dass ihnen Eichler nicht einmal eine Excrescenz, sondern nur eine Auftreibung oder Verdickung der inneren Blattbasis zuerkennen will, unterscheidet man öfter, z. B. deutlich an den unteren Zapfenschuppen von Thuja occidentalis und Biota orientalis, den verschmolzenen, nur mit der Spitze freien Theil der Fruchtschuppe in Folge der deutlich herablaufenden Ränder des Deckblattes, wie auch der Verlauf der schon am Grunde gesonderten Stränge für beide Theile der Zapfenschuppe dafür spricht. In anderen Fällen fällt freilich der Rand der Fruchtschuppe mit dem des Deckblattes zusammen, wenn beide gleich breit sind, wie z. B. bei Chamaecyparis Lawsoniana und wie an den oberen Zapfenschuppen der Thuja und Biota. Wenn endlich bei manchen Cupressineen und bei Araucaria Sect. Eutacta die Ränder der „Excrescenz“ wegen sehr vollkommener Verschmelzung am Verschmelzungsprodukt auch gar nicht mehr hervortreten, so wird doch kein vergleichender Morphologe zweifeln können, dass Verschmelzung zweier Theile vorliegt, so wie bei Isoëtes und Selaginella, womit auch die Entwickelung der sogen. Ligula stimmt, da sie zunächst an der Basis angelegt und dann emporgehoben wird, wobei congenitale Verwachsung sehr wohl stattfinden kann.

In allen diesen Fällen entspringen also die Ovula aus der Unterseite der Fruchtschuppe, nach der Excrescenztheorie also aus der Unterseite der Excrescenz, niemals direkt aus der Oberseite des „Fruchtblattes“. Das einzige Integument der Araucariaceen ist mithin homolog dem blattunterständigen Indusium der Farne (z. B. Cyathea) oder dem inneren Integument aus der Unterseite eines verlaubten Ovularblättchens; es hat nach der allgemeinen Regel

innen die Blattoberseite und aussen die Unterseite und daher entspringt es conform mit dem Gesetz der Spreitenverkehrung aus der Unterseite des Fruchtblattes (oder nach der Excrescenztheorie aus der Unterseite der ventralen Excrescenz, d. i. des ventral gestellten Theilblättchens des Fruchtblattes).

Nun ist aber bei den Araucarien, welche nicht zur Section Eutacta gehören, eine freie „Ligula“ aus der Zapfenschuppe nicht zu sehen, und das Ovulum entspringt dem Ansehen nach aus der Oberseite des „Fruchtblattes“ direkt. Somit gilt entweder das Gesetz der Spreitenverkehrung hier nicht, oder das Ovulum hat eine andere Beschaffenheit als bei den anderen Araucariaceen und selbst bei Araucaria excelsa, nämlich sein Integument kehrt die Oberseite nach auswärts, oder die Fruchtschuppe (die Ligula) ist so total mit dem Deckblatt verschmolzen, dass sie äusserlich nicht mehr sichtbar ist. Die beiden erstgenannten Alternativen sind äusserst unwahrscheinlich. Wenn wir aber von den Abietineen aus zu den Cupressineen, Taxodieen, Araucarieen fortschreitend, die Fruchtschuppe (sei sie auch nur eine Excrescenz) immer mehr abgeschwächt und dabei auch immer mehr mit dem Deckblatt verschmolzen sehen, so hat die totale Verschmelzung in der letzteren Familie, zumal in der Gattung Araucaria, wo diese Fruchtschuppe in einer Section nur noch mit einer kleinen Spitze (Ligula) frei hervorschaut, gar kein Bedenken gegen sich. Die Berechtigung zur Annahme einer phylogenetischen Reihe, deren Ausgangspunkt die Abietineen und deren Schlusspunkt die Araucarieen bilden, und nicht umgekehrt, ergiebt sich vor Allem aus dem Umstande, dass bei den Cupressineen eine Verschmelzung zweier Blattgebilde nach äusseren und inneren Merkmalen gar nicht geleugnet werden kann, Verschmelzung aber phylogenetisch immer für später gelten muss als freie Ausbildung der betreffenden Theile, dann aber nach Heer auch aus dem Zeugniss der Thatsachen der Paläontologie. Auch ist totale Verschmelzung zweier serial hinter einander stehenden Gebilde keineswegs beispiellos. So erscheint das Stamen von Viscum nur als eine Anschwellung am Perigonblatt und bildet sich auch so (s. Eichler's Blüthendiagramme); völlige Verschmelzung des Kelches mit dem unterständigen Fruchtknoten ist (bei Umbelliferen, Compositen etc.) auch nicht selten. Ein anderes Beispiel gänzlicher Verschmelzung

bieten die Antheren der Orchideen (s. Engler's Beiträge zur Kenntniss der Antheren der Metaspermen, Pringsheims Jahrb. Bd. X, Taf. XXIII, Fig. 41—45), deren Theken, obwohl zweifächerig, doch äusserlich ungetheilt erscheinen, weil die Excrescenz, welche das vordere Fach bildet, mit der dahinter liegenden Blatthälfte total verschmolzen ist. Dieses Beispiel wäre um so zutreffender, wenn die Fruchtschuppe wirklich auch eine Excrescenz des Fruchtblattes wäre.

Dass die einfach behüllten Ovula der Araucariaceen aus der Unterseite ihres Fruchtblattes ihren Ursprung nehmen, ebenso wie die nicht gerade randständigen Indusien der Farne, und dem überall bewährten Gesetze der Spreitenverkehrung gemäss, steht also fest, auch wenn wir die weitere Frage unentschieden lassen würden, ob die Fruchtschuppe eine Excrescenz ist oder von Fruchtblättern eines Achselsprosses gebildet wird. Die letztere, von Mohl, Braun[1]) und Stenzel gegebene und begründete Deutung der Fruchtschuppe habe ich durch eine lückenlose Untersuchung der Zapfenabnormitäten, der Anamorphosen der Fruchtschuppe der Fichte, in meiner citirten Abhandlung nur bestätigen können. Mein selbständiger Antheil an dieser Untersuchung besteht in dem durch Darstellung zusammenhängender Mittelformen gelieferten Nachweis, dass das vordere Knospenblatt, welches als Mittelzipfel der dreitheiligen Fruchtschuppe in gewissen Anamorphosen erscheint, ebenso gegen das Deckblatt verkehrt ist, wie die beiden Lateralblätter der Knospe. Wenn wir diese Verkehrung, die Herrn Eichler ganz unglaublich und undenkbar vorkommt, die aber nichtsdestoweniger in comparativer Weise dargethan ist, vom Gesichtspunkte der Anamorphosenlehre betrachten, so erscheint sie uns verständlich. Die drei Sprossglieder der Achselknospe bilden sich analog dreien Blattgliedern eines dreitheiligen Blattes; so wie diese in eine Ebene gestellt sind und ihre Oberseiten alle nach einer Seite bilden, ebenso

1) Prof. G. Engelmann schrieb mir über Braun's Antheil an der Zapfenschuppenfrage: „Es ergiebt sich jetzt, dass Braun schon im Jahre 1842 auf der Strassburger französischen Naturforscherversammlung sich über die Natur der Abietineenschuppe aussprach und zugleich erklärte, dass die Ovula auf dem Rücken der Carpelle hervorgebracht würden, wie in dem Proces-verbal zu lesen ist.

die drei Sprossglieder. Die Anordnung der consecutiven Sprossglieder in spiraliger oder wirteliger Folge um eine Centralaxe, womit die gewöhnliche Orientirung der beiden Blattseiten zusammenhängt, obwohl die herrschende Regel, ist doch kein ausnahmsloses Gesetz; die Sprossglieder können, wenn der Spross so schwach und begrenzt ist, dass er keinen Achsenscheitel bildet, gleich den Blattgliedern in eine Ebene sich stellen und in dieser Lage auch völlig verschmelzen. Ein solcher blattartiger Spross unterliegt dann dem Gesetz der Spreitenverkehrung in Bezug auf das Tragblatt, dem er zugehört und dessen Sprossung er ebenso gut ist wie z. B. ein achselständiges Sporangium.

Bei den Abietineen erzeugt nach dem Zeugniss der Anamorphosen in den Zapfendurchwachsungen ein einfaches schuppenförmiges Fruchtblatt je ein Ovulum aus seiner Unterseite. Es ist das der allereinfachste Fall eines Fruchtblattes und homolog dem denkbaren Falle, dass ein kryptogames Fruchtblatt, wie das der Lycopodiaceen, ein einziges Indusium aus seiner Unterseite erzeugen würde. Dieselbe Deutung ist auch für die Cupressineen und Taxodieen die wahrscheinlichste, obgleich nicht so sicher wie für die Abietineen nachgewiesen.[1])

Bezüglich der Araucarieen habe ich die Möglichkeit gelten lassen, dass ihre Ligula der Eichler'schen Ansicht gemäss eine Excrescenz sein könnte, aber auch nur die Möglichkeit, welcher die entgegengesetzte Möglichkeit, dass sie aus Carpellen besteht, zur Seite gesetzt werden muss. Wäre aber die Ligula eine ventrale Excrescenz, so würden sich die Araucarieen von den Abietineen und Cupressineen weit entfernen und vielmehr den Taxaceen anschliessen, was der bisher geltenden Ansicht von ihrer systematischen Stellung ganz zuwiderlaufen würde.

Wenn wir nun zu den Taxaceen Strasb., der zweiten grossen Coniferengruppe übergehen, so finden wir die Ovula (Gingko und Cephalotaxus, also die Cephalotaxeen Strasburger's ausgenommen) mit zwei Integumenten versehen und der Oberseite des Carpells

1) Doch schrieb mir neuerdings Prof. G. Engelmann: „Von Sequoia ist mir kürzlich auch eine Monstrosität zugekommen, die sie auf eine Stufe mit Abietineen zu stellen und ausserdem die Andeutung von Braun zu bewahrheiten scheint, dass bei diesen Pflanzen mehr als zwei Carpellblätter vorhanden sind."

bald in grösserer Höhe (bei Dacrydium, Microcachrys), bald an der Basis oder ganz im Blattwinkel (Podocarpus, Phyllocladus) inserirt, oder wenn das Carpell das oberste Blatt des Blüthensprosses ist, aus der blattachselständigen in die zur Sprossaxe terminale Lage (bei den Taxeen Strasb.) eingerückt[1]).

Die Stellung der Ovula der Taxaceen Strasb. zum Carpell ist also dieselbe, welche die ventralen Blattfiedern und die Blattlacinien homologen Sporangien zu ihrem Fruchtblatte bei den Ophioglosseen, Marsiliaceen und Lycopodinen zeigen. Der hoch am Blatte zu beobachtenden Stellung des Ovulums von Dacrydium oder Microcachrys entspricht die Stellung der ventralen Blattfieder bei den Ophioglosseen, bei Marsilia, die blattgrundständige und axilläre Stellung bei Podocarpusarten und bei Phyllocladus findet sich vorgebildet in der axillären Stellung der Sporocyste der Lycopodien und Selaginellen und des Sporocarpiums von Pilularia. Ihr vollkommenstes Homologon finden diese Ovula in dem behüllten Sporangium von Isoëtes, wobei die Ligula dieser Gattung, wie wir bereits erkannt haben, dem äusseren Integumente entspricht. Dass das äussere Integument zuletzt, die Ligula von Isoëtes zuerst angelegt wird, das ist als Erscheinung des Gesetzes der zeiträumlichen Verkehrung für denjenigen, der alle darunter zu subsummirenden Fälle mit Aufmerksamkeit verfolgt hat, ohne morphologische Bedeutung; ebensowenig wird es ihn beirren, dass das Integument aus der Basis des Ovularhöckers, die Ligula aber aus dem Fruchtblatt direkt entsteht. Und wäre die Ligula von Araucaria wirklich auch eine Excrescenz wie die von Isoëtes, so müsste sie ebenfalls dem äusseren Integument einer Podocarpee gleichgesetzt werden[2]).

Ferner ist es einleuchtend, dass ein doppeltbehülltes Ovulum, dessen äusseres Integument nach dem Gesetze der Spreitenverkehrung seine Oberseite (wenigstens potentialiter) aussen hat (s. Fig. 18, 30, 31) nach demselben Gesetze, wenn nicht aus dem Blattrande, aus der

---

1) Darüber, dass dieses terminale Ovulum aus der axillären Stellung, und diese aus der blattoberseitigen Stellung abzuleiten ist, siehe die Auseinandersetzungen in meiner „Kritik".

2) Wenn sich Eichler hierüber lustig macht, so ist das eben nur seiner Nichtbeachtung des Gesetzes der zeiträumlichen Verkehrung zuzuschreiben.

Oberseite des Carpells entspringen muss, ebenso wie das einfach behüllte Eichen aus seiner Unterseite.

Von den Taxaceen Strasb. haben nur die Cephalotaxeen einfache Integumente. Ihre Blüthen bieten dem Verständniss besondere Schwierigkeiten, man darf aber wohl aus comparativen Gründen Eichler beistimmen, dass die zweisamigen Gruppen die Blüthen sind und dass somit die Carpelle bei Cephalotaxus gänzlich unterdrückt, bei Gingko rudimentär (Pseudocupula Strasburgers) seien. Dann sind aber diese Ovula eigentlich axillär, resp. der Oberseite des Carpells zugewendet wie bei den Podocarpeen, und müsste ihr Integument nach aussen seine Blattoberseite besitzen. Da dieses Integument aber nach innen, um den Eikern herum, die Oberseite des Ovularblättchens hat, so bleibt keine andere Annahme, als dass im einfachen Integument der Cephalotaxeen, welches weder blattrandständig noch blattunterständig ist, das Aequivalent zweier verschmolzenen Integumente der Podocarpeen vorliegt. Eine Bestätigung dieser Annahme erblickte ich in der Ausbildung des reifen Integuments, welche sehr wohl der Verschmelzung beider Integumente von Taxus und Torreya entspricht, und insbesondere noch in der von Strasburger nachgewiesenen Verkehrung der Gefässbündel in der fleischigen Aussenschicht des Integuments von Cephalotaxus. Die volle Verschmelzung der Integumente ist auch nicht so paradox, wenn man die bereits theilweise eingetretene Verschmelzung derselben bei Podocarpus berücksichtigt und sich erinnert, dass Strasburger auch für Delphinium eine hochgradige Verschmelzung zweier Integumente nachgewiesen hat. (Fig. 33 stellt diese Verschmelzung an einem orthotropen Ovulum dar.) Von da ist nur ein kleiner Schritt bis zur totalen Verschmelzung (Fig. 34), wie sie für die Cephalotaxeen anzunehmen ist. Ich überlasse es der Beurtheilung der Botaniker, ob die Methode, welche zu dieser Annahme nothwendig führt, welche nur das Gesetz der Spreitenverkehrung consequent im Auge behält und überhaupt keine andere als vergleichende Methode ist, die Ironie eines vergleichenden Morphologen wie Eichler mit Recht verdient.

Ich gehe aber noch weiter und kann zeigen, dass das Homologon eines solchen monochlamyden Ovulums, dessen Integument zwei verschmolzenen Integumenten äquivalent ist, bereits bei den Gefäss-

kryptogamen vorgebildet existirt. Ich meine die Fruchthülle der Marsiliaceen, von der schon oben ausgemacht wurde, dass sie einem Ovularblättchen mit mehreren inneren Integumenten, wie in Fig. 16, homolog ist und durch Verschmelzung der äusseren Hülle dieses Eichens mit den inneren Integumenten abgeleitet werden kann. Die Sporocarpien der Marsiliaceen sind ja ebenfalls ventral zum Fruchtblatt gestellt, bei Pilularia selbst axillär oder subaxillär[1]), daher ihre Aussenseite der Blattoberseite entsprechen muss. Für die Salviniaceen ist aus Verwandtschaftsgründen dieselbe Beschaffenheit des Sporocarps anzunehmen, obzwar dasselbe nicht ventral gestellt ist; das Indusium von Salvinia oder Azolla ist mithin dem Integument Fig. 34 entsprechend gebildet.

Die genauere Deutung der monochlamyden Eichen der Cephalotaxeen ruft aber weitere Fragen wach. Wie verhalten sich hiernach andere monochlamyde Eichen, namentlich der Angiospermen? Von denen, welche als Excrescenzen der Oberseite des Carpells entstehen, muss offenbar dasselbe behauptet werden, was von den Eichen der Cephalotaxeen. Schliesslich drängt zur gleichen Annahme auch hinsichtlich der blattrandständigen Ovula der Umstand, dass bei der Verwachsung der Carpelle auch diese Ovula nach der Blattoberseite rücken, indem sich, wie aufgelöste Fruchtknoten mit Wandplacenten von Trifolium repens, Aquilegia u. s. w. zeigen, ausserhalb der Ovularrandblättchen je ein besonderer Saum bildet, mittelst dessen die Carpiden verschmelzen. Die Randblättchen, aus denen die Ovula sich metamorphosiren, sind denn auch, wie Vergrünungen zeigen, so umgeschlagen, dass sie ihre Oberseite der Innenseite des Carpids zukehren. Die Verschmelzung zweier Integumente bei monochlamyden Eichen ist daher nicht nur in der Familie der Ranunculaceen, wo monochlamyde und dichlamyde Eichen nebst dem bei Delphinium nachgewiesenen Uebergange vorkommen[2]), sondern ganz allgemein bei den Angiospermen anzunehmen. Daher mag es auch kommen,

---

1) Göbel giebt neuestens an, dass die „Frucht" von Pilularia aus der Basis des Fruchtblattes entsteht. Für den morphologischen Werth derselben (als Blattzipfel) ist es übrigens gleichgiltig, ob die Anlage noch aus der Blattbasis oder bereits ganz oder zum Theil aus der Axe im Blattwinkel stattfindet.

2) S. Schleiden's Abhandlung in Wiegmann's Archiv, V. Jahrg., 1. Bd. S. 285.

dass das einzige Integument der Sympetalen, wie Warming bemerkt hat, ungewöhnlich dick und massiv sich bildet.

Und wie steht es mit den monochlamyden Ovulis bei den Cycadeen, wo sie deutlich blattrandständig sind? Diese Frage hat mir schon Eichler in seiner vorcitirten Entgegnung entgegengehalten. Da die Carpiden der Cycadeen offen sind und die Ovula stets randständig bleiben, so lässt sich die Natur ihres Integuments durch das Spreitenverkehrungsgesetz nicht erweisen, allein nach der Analogie der übrigen blattrandständigen Eichen, dann insbesondere bei der Uebereinstimmung im Bau des reifen Integuments von Cycas und den Cephalotaxeen ist es doch höchst wahrscheinlich, dass auch das Integument der Cycadeen beiden Integumenten dichlamyder Eichen äquivalent ist.

Ueberhaupt ist es also sehr wahrscheinlich, dass nur die blattunterseitigen Ovula der Araucariaceen ein im strengsten Sinne einfaches Integument, dessen Aussenseite der Blattunterseite entspricht, besitzen.

Hiernach scheint der Abstand zwischen den Araucariaceen und den übrigen Gymnospermen, speziell den Taxaceen, sehr bedeutend zu sein, um so grösser, da die „Zapfen“ der Cycadeen, der Podocarpeen u. s. w. Blüthen sind, aus Fruchtblättern bestehend, bei den Araucariaceen nach Zeugniss der Anamorphosen aber wirkliche Aehren, deren Deckblätter die verschmolzenen Fruchtblätter erst in ihren Achseln erzeugen. Dies verlangt einige Erklärung.

Ich muss sagen, dass es mir zur grössten Befriedigung gereichen würde, wenn Sachs und Eichler mit ihrer Excrescenztheorie bei den Araucariaceen das Richtige getroffen hätten. Denn es bestände dann eine sehr schöne Uebereinstimmung im morphologischen Aufbau der weiblichen Generationsorgane aller Coniferen unter sich und mit den Cycadeen. Die „Zapfen“ wären überall die Blüthen und mit den männlichen Blüthen der Sprossfolge nach und in Uebereinstimmung mit den Erscheinungen an androgynen Zapfen gleichwerthig, die Zapfenblätter wären überall die Carpelle, die Fruchtschuppe überall das Homologon der Grundspreite und mithin der äusseren Eihülle, des sog. Arillus der Taxaceen. Ich begreife es daher, wenn Eichler (obwohl er die Homologie der Fruchtschuppe mit dem Arillus, die doch auch Strasburger, freilich bei ganz

anderer Deutung dieser Gebilde, begründet gefunden hatte, verwirft) an der Excrescenztheorie so unerschütterlich festhält und ihretwillen die abnormen Anamorphosen zu missdeuten fortfährt. Allein gegen das für den vorurtheilsfreien Beobachter so klare und in anderer Weise, als es von Braun, Mohl, Stenzel, Willkomm, von mir, nach brieflicher Mittheilung auch von Engelmann geschehen, nicht zu verstehende Ergebniss der Metamorphogenese giebt es keine weitere Appellation.

Die Excrescenztheorie liesse sich nur dann auch für die Abietineen beibehalten, wenn man zugeben könnte, dass aus den Lappen einer ursprünglichen Emersionsspreite im Verlaubungsprozesse die Vorblätter einer wahren Achselknospe werden können, oder, um mich im Sinne der Anaphytosenlehre auszudrücken, dass aus Blattgliedern Sprossglieder werden könnten, zu welchem morphologischen Wagestück ich mich, trotzdem ich vor neuen ungewohnten Ideen nicht zurückschrecke, aus Mangel aller sonstigen Anhaltspunkte bisher nicht entschliessen konnte[1]).

Die Verschiedenheit der Araucariaceen und der übrigen Gymnospermen lässt sich aber in folgender Weise aus ursprünglicher Gleichheit deduciren und phylogenetisch verständlich machen.

Die blattrandständige Stellung der Ovula, wie sie noch bei den Cycadeen besteht, lässt sich auch in der Gymnospermenklasse als die ursprüngliche auffassen. Schon bei den Zamieen sind die Ovularlacinien auf 2 reducirt. Bei den Taxaceen bildet nun jedes Fruchtblatt nur ein Ovulum, und zwar überging die blattrandständige Stellung desselben in eine zum Fruchtblatt ventrale Stellung (analog den Ophioglosseen und Marsiliaceen). Die Ovula der Cycadeen und Taxaceen und ihrer Stammformen entsprechen ihrer Hülle nach dem Sporocarp der Rhizocarpeen, sind also entweder unecht monochlamyd (synchlamyd könnte man sie auch nennen) oder dichlamyd. Schon bei den Taxaceen sehen wir aber die weiblichen Einzelblüthen häufig in zapfenförmige Inflorescenzen zusammengestellt (selbst bei Taxus ist eine freilich einblüthige Aehre vorhanden, analog den einblüthigen

---

1) Das Sporangium kann zwar durch Anaphytose, durch Verzweigung in höhere Grade, aus dem Werthe eines Sprossgliedes in den Werth eines Blattgliedes transferirt werden, nicht aber kann ein Sprossglied durch Metamorphose, also z. B. auch durch Verlaubung, in ein Blattglied oder umgekehrt übergehen.

Aehren und Trauben mancher Gräser, Papilionaceen u. s. w.). Bei den Araucariaceen beschränkten sich nun die Blüthensprosse nicht nur auf zwei oder wenige Fruchtblätter, sondern sie wurden auch so begrenzt, dass sie gar keinen Vegetationspunkt oder Achsenscheitel mehr bilden, in Folge dessen die Fruchtblätter dem Deckblatt gegenüber in eine Ebene nach dem Spreitenverkehrungsgesetz sich stellten und in dieser Lage auch zur Fruchtschuppe verschmolzen. Bei den Abietineen blieben diese Fruchtschuppen, die Blüthensprosse, noch ziemlich frei von den Deckblättern, bei den Cupressineen und Taxodieen verschmolzen sie auch mit den Deckblättern beträchtlich, um endlich bei den meisten Arten von Araucaria und bei Damara ganz und gar mit dem Deckblatt zu verschmelzen und in ihm aufzugehen. Zufolge der verkehrten Stellung der Carpelle (und späterer Verschmelzung derselben mit dem Deckblatt) musste das Ovulum (oder deren mehrere), um vom Fruchtblatt geschützt zu werden, auf die Unterseite des Carpells rücken; aber nach der Unterseite kann es nur mit echt einfachem Integument gelangen. Die Ovularlacinie (Grundspreite Fig. 27), welche das äussere Integument hergiebt und das innere Integument auf ihrer Rückseite trägt, wurde also ins Fruchtblatt gleichsam eingezogen oder eingeschmolzen (so wie ein Blattzipfel eines zertheilten Blattes im unzertheilten eingeschmolzen ist) und damit das einfache innere Integument auf die Unterseite des Carpells versetzt[1]).

Unter der Voraussetzung also, dass ursprünglich bei der Stammform der Coniferen weibliche Einzelblüthen mit blattrandständigen Ovulis bestanden haben, lassen sich mehrere Abnormitäten als atavistische Rückfälle verstehen, so die Erscheinung an androgynen Abietineenzapfen, deren Deckblätter Pollensäcke produciren, dann namentlich die von Mohl abgebildete Abnormität an Abies alba Poir. (Pinus alba Ait.), deren Deckblätter ausser rückenständigen Pollensäcken auch noch zwei randständige Lappen von zum Theil ganz ovulumartiger Gestalt entwickelt hatten.

---

1) Ich möchte jenen Zahn, den man an völlig frei gewordenen und in Vorblattstellung gerückten Carpellen in den Abnormitäten manchmal beobachtet (s. Kritik der Ansichten etc., Fig. 10b), für jene Lacinie ansprechen, zu der eigentlich das Ovulum gehört, die aber bei Verschmelzung in der Fruchtschuppe gehemmt wird.

Unser Versuch des phylogenetischen Zusammenhanges der Gymnospermen und der Erklärung ihrer Blüthentheile entspricht sowohl dem richtig aufgefassten Resultat der abnormen Anamorphosen als auch dem allgemeinen Gesetz der Spreitenverkehrung und allen bereits erkannten Homologien des Ovulums; zu seinen Gunsten kann aber noch auf die palaeontologischen Thatsachen hingewiesen werden, die Oswald Heer im Botanischen Centralblatt 1882 No. 7 über die Coniferen mitgetheilt hat. Nach Heer sind die Taxaceen sehr alt, und es scheinen auch Mittelformen zwischen ihnen und den Cycadeen existirt zu haben; von den Araucariaceen gehören aber gerade die Abietineen zu den ältesten und die eigentlichen Araucarieen zu den jüngsten Formen der Coniferen.

Die Erkenntniss, dass die blattunterseitige Stellung der einfach behüllten Eichen der Abietineen von der Verkehrung der Fruchtblätter in deckblattgegenständige Lage bedingt ist (daher auch Beides sonst im ganzen Phanerogamengebiet nicht wieder vorkommt), wirft jetzt auch einiges Licht auf die Natur der Ligula der Araucarieen, die wegen Mangels von Anamorphosen zweifelhaft blieb. Wäre die Ligula eine Excrescenz des Fruchtblattes, so wäre kein Grund ersichtlich, weshalb sie nicht wie bei den Podocarpeen um das innere Integument als äussere Hülle geschlossen wäre, weshalb sie sich anders (früher als das innere Integument) entwickelte, und noch weniger wäre zu begreifen, wie sie dazu kommt, bei Cunninghamia drei innere Integumente (nach Art des verlaubten Hesperis-Ovulum Fig. 16 und 17) zu tragen. Dies macht es doch viel wahrscheinlicher, dass auch die Ligula der Araucarieen der Fruchtschuppe der Abietineen und Cupressineen homolog und ein sehr reducirtes Carpellargebilde ist, dass also die von Eichler betonte, allerdings frappante Aehnlichkeit der Ligula von Araucaria mit der Ligula von Isoëtes (aus welcher Gattung ja doch Araucaria nicht direkt abgeleitet werden kann) rein zufällig ist.

VII. Homologien der Antherenbildung.

Ueber diesen Punkt habe ich schon früher einmal in den „Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik“ abgehandelt [1]). Ich kehre aber zu diesem Gegenstande zurück, nicht nur, weil er in den Bereich der gegenwärtigen Abhandlung gehört, sondern weil ich auch neue Beobachtungen hierüber gemacht und neue Gesichtspunkte für die Beurtheilung gewonnen habe.

Wir müssen auch bei der Antherenbildung unterscheiden zwischen dem Gymnospermen- und Angiospermentypus.

Die Anthere der Gymnospermen hat mehr oder weniger ausgeprägte schildförmige Gestalt nach dem Muster des Sporophylls der Equiseten. Die den Sporangien dieser letzteren genau homologen Pollensäcke stehen auf vollkommen radiärem Staubblatt, wie bei Taxus, sowohl auf der Ober- als Unterseite desselben; wenn aber das Staubblatt aus der schildförmig-radiären in die bilaterale Form übergeht, wie bei den meisten Coniferen, so verbleiben nur die der Blattunterseite gehörenden Pollensäcke, wie bei Cupressineen, noch deutlicher bei Abietineen, worüber bereits früher die Rede war. Bei Gingko, bei den Gnetaceen ist das Schildchen reducirt; die dreisackigen Antheren der Welwitschia wiederholen sehr deutlich das dreifächerige Sporangium von Psilotum.

Während also der Staubgefässtypus der Coniferen und Gnetaceen aus dem Typus der Equiseten und entfernter aus dem Typus der Ophioglosseen abgeleitet ist, so repräsentiren die Staubblätter der Cycadeen unbeschadet der mehr oder weniger schildförmigen Bildung den Typus der Farne mit unterseitigen Soris, namentlich der Gleicheniaceen und Marattiaceen mit oligomeren Soris, wie dies schon von Al. Braun (in „Gymnospermie der Cycadeen“) hervorgehoben worden ist.

Vergleichen wir noch die Staubblätter der Coniferen mit deren Carpiden, ihre Pollensäcke mit den Ovulis, so finden wir bis zu einem gewissen Grade Uebereinstimmung. Sowie die Pollensäcke,

---

1) In dem Artikel: „Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes.“ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XI, Heft 1.

ursprünglich Blattlacinien äquivalent, meistens nur auf die Unterseite des Staubblattes gerückt sind, ebenso die einfach behüllten, einem Sorus mit Indusium homologen Ovula, entweder auf die Unterseise ungetheilter Carpelle (bei den Araucariaceen) oder auf die Unterseite einer ventralen, freilich zum äusseren Integument geschlossenen Emersionslacinie des Carpells (bei den Taxaceen). Immerhin darf aber dabei nicht vergessen werden, dass die Homologie nicht vollkommen ist, indem der Pollensack (eine Sporocyste) nur dem äussersten Endtheil der Blattlacinie entspricht, welcher nach der uns bekannten Weise auf die Unterseite des Blattes herabrückend, eigentlich zur Emergenz wird, während das einfach behüllte Ovulum noch aus einem unter der Sporocyste (Nucellus) gelegenen blattartigen und tutenförmigen Theile der Lacinie besteht, das doppelt behüllte Ovulum aber dem ganzen Blattzipfel homolog ist.

Noch grösser ist die Differenz zwischen den Ovulis und den Pollensäcken der Cycadeen, denn erstere sind noch randständige Blattlacinien (auch die zwei lateralen Ovula bei den Zamieen), die letzteren aber sind blattunterständige Metablasteme geworden.

Die Anthere der Angiospermen ist, wie ich bereits in dem oben citirten Aufsatz gezeigt habe, aus einem Sporophyll der Ophioglosseen hervorgebildet, allein in anderer Weise als die Coniferenanthere. Während Botrychium und Helminthostachys mit ihren gesonderten Sporenblattzipfeln und besonders letztere Gattung wegen der schildförmigen Bildung der Sporangienträger das homologe Vorbild für die Coniferenanthere abgeben, so repräsentirt Ophioglossum mit seinen verschmolzenen Blattlacinien, oder, was dasselbe ist, mit in der ungetheilten Lamina selbst gebildeten Sporenfächern das Prototyp für die Anthere der Angiospermen. Der Unterschied zwischen einem Pollensäckchen der Coniferen und einem Loculamente der angiospermen Anthere ist also der, dass ersteres einem einzelnen Sporangium, letzteres aber einer ganzen Reihe verschmolzener randständiger Sporangien der Ophioglosseen homolog ist.

Die normale angiosperme Anthere ist aber noch durch eine Eigenthümlichkeit ausgezeichnet, nämlich durch den Besitz nicht blos zweier sondern von vier Fächern. Die Verlaubungs-Abnormitäten, d. h. die Anamorphosen der Anthere, in denen ein sogenanntes doppelspreitiges oder vierflügeliges Laubblatt aus der vierfächerigen

Anthere hervorgeht (besonders schön bei Dictamnus l. c., Taf. VII, Fig. 36—44)[1]), machen diese Bildung verständlicher. Die zwei hinteren, d. h. nach aussen in der Blüthe stehenden Flügel gehören der normalen Blattspreite an, die zwei vorderen, d. h. dem Centrum der Blüthe zugewandten Flügel sind neu hinzugekommen. Es macht den Eindruck, wie wenn eine zweite Blattspreite verkehrt, d. h. mit der Oberseite nach aussen, der Oberseite der ursprünglichen Spreite aufgelegt und beide mit ihren Medianstreifen mitsammen verwachsen wären. Darauf deutet auch Braun's Bezeichnung Ueberspreitung. Indem ich das vierflügelige Blatt in dieser Weise auffasste, wurde ich, was ja sehr nahe liegt[2]), dahin geführt, die beiden gegen einander gekehrten Spreiten der Anthere als Homologa der beiden Spreiten des Ophioglosseenblattes aufzufassen.

Ich muss jedoch jetzt diese Deutung der angiospermen Anthere

---

1) Die vierflügeligen Staubblätter, die ich dort abgebildet hatte, waren verlaubt. Später konnte ich auch petaloid gewordene Staubblätter bei Dictamnus beobachten, über welche ich hiermit als Ergänzung der früheren Mittheilungen berichten will.

Noch ziemlich normale Antheren (Fig. 59) zeigten nur die oberen oder inneren Fächer verkürzt, nach oben in zwei schmale durch eine freie Furche gesonderte pollenlose Längswülste übergehend. In Fig 60 sind die vorderen pollenführenden Fächer noch kürzer geworden. In entgegengesetzter Weise wie bei der Rose schwinden die randständigen Fächer früher als die medianen; so sind in Fig. 61 nur letztere zu sehen. In Fig. 62 waren auch diese schon stark reducirt. Häufig verblatteten auch beide Staubblatthälften ungleich, wie Fig. 63, 64, 65 zeigen. In Fig. 66, einer blumenblattartigen Anthere mit zwei ganz kleinen, mittleren Fächern trat die Eigenthümlichkeit ein, dass der rechtsgelegene Blattrand wegen bedeutend stärkerer Verlängerung dieser Hälfte spiralig sich gedreht hatte.

Diese petaloiden Umbildungsformen stimmen im Wesentlichen mit denjenigen der Camellie und selbst mit den vergrünten Antheren der Rose überein, sie repräsentiren also den basithecischen Verblattungstypus, wie ich ihn genannt habe. Dagegen gehörten die vergrünten Antheren desselben Dictamnus zum acrothecischen Typus, woraus hervorgeht, dass die Unterscheidung dieser zwei Typen den Werth nicht besitzt, den ich ihr früher beilegte, da ich glaubte, dass selbe für ganze Arten constant seien. Die Anthere desselben Dictamnus behielt also in der Vergrünung ihre pollenfachartige Ausbildung nächst der Spitze, in der corollinischen aber an ihrer Basis. Daraus folgt um so gewisser, dass der Verblattung (Verlaubung oder palatoiden Umbildung), ob sie nun in acrothecischer oder basithecischer Weise erfolgt, immer dieselbe morphologische Natur der Anthere zu Grunde liegt.

2) Auch Engler hat in einem Referat in Just's Jahresbericht fast gleichzeitig und von mir unabhängig denselben Gedanken ausgesponnen.

noch genauer ausführen und einigermassen modificiren, nachdem ich zuerst durch ein eigenthümlich entwickeltes Blatt Fig. 52 darauf aufmerksam geworden bin, dass die Ueberspreitung des Staubblattes noch eine tiefer eindringende Erklärung zulässt, welche durch eine Reihe weiterer Beobachtungen und Erwägungen zur Gewissheit erhoben wird. Meine Deutung, soweit sie damals gedrungen war, gab noch keine bestimmte Antwort auf die Frage, woher denn die ventrale Emersionsspreite herkommt und warum sie auf der Antherenspreite völlig angeheftet, bei den Ophioglosseen dagegen frei entwickelt ist.

Das Blatt nun, welches ich in Fig. 52 dargestellt habe, ein wahres Unicum von grossem morphologischen Werthe, ist ein Grundblatt von Hieracium glanduloso-dentatum Uechtritz (H. tortuosum Tausch), einer in den Formenkreis von H. nigrescens Willd. und H. atratum Fr. gehörigen Form, und wurde mir von meinem Freunde Herrn Jos. Freyn, dem meine Vorliebe für morphologisch interessante Abnormitäten bekannt war, vor mehreren Jahren aus dem Riesengebirge mitgebracht. Dieses Blatt ist besonders dadurch merkwürdig, dass es die Ueberspreitung mit einem ventralen Blattsegment nach Art der Ophioglosseen und daneben eine zweite Art von Ueberspreitung in einem Objekte vereinigt zeigt. Es ist für das Verständniss der angiospermen Anthere ebenso wichtig, wie die kappenförmigen und kappentragenden Blattformen von Syringa für das Verständniss der Ovula und der Indusien der Gefässkryptogamen.

Am Grunde dieses Blattes also ist eine kleinere Spreite *c* der Oberseite desselben inserirt und nach dem bekannten Spreitengesetz mit gleichnamiger Seite gegen sie gewendet. Diese Spreite ist mit dem breit geflügelten Blattstiel der Hauptspreite vereinigt und ihre Ränder laufen frei auf der Oberseite des Blattstiels gleich zwei Flügeln herab, so dass das Blatt in diesem Basaltheile vierflügelig erscheint. Nach ihrer Stellung und freien Ausbildung ist diese ventrale Spreite durchaus dem ventralen fertilen Spreitentheil der Ophioglosseen gleich. Leider war das ganze Blatt über der Basis abgeschnitten worden, so dass sich nicht entscheiden liess, ob die vier Blattränder bis zur äussersten Basis gesondert verliefen, oder ob sich die Ränder der ventralen Spreite zuletzt mit den Rändern der Hauptspreite oder am Mittelnerven mit einander vereinigten

(sowie beides letztere an den vierflügeligen Staubblättern von Dictamnus stattfand, l. c. Taf. VIII, Fig. 39 und 41).

Die Hauptspreite des Blattes ist ferner am Ende zweispaltig, die inneren Blattränder beider Spitzen *ab* sind nach der Oberseite umgerollt und verlaufen in die Ränder einer Emersionsspreite *d*, welche natürlich wieder gegen die Hauptspreite verkehrt ist, mithin ihre Unterseite nach oben wendet und in der Mittellinie mit jener bis zu ihrem spitzen Grunde, wo sich ihre Ränder am Mittelnerven vereinigen, zusammenhängt. Die Excrescenz *d* ist leicht verständlich, sie ist kein selbständiger Blattabschnitt, sondern die dichotome Theilung des Blattes reicht in Wahrheit tiefer hinab als bis zum Ausschnittspunkte *e*, sie reicht bis zur Basis *g* der Excrescenz, wo sich die Blattränder von *a* und *b* mit einander vereinigen. Die beiden bis zum Punkte *g* innerlich getheilten Blattzweige sind also mit ihren Unterseiten gegen einander gerollt und längs der Mittellinie des ganzen Blattes mit diesen ihren Rückseiten mit einander verschmolzen. Wir sehen hier sehr deutlich einen eigenthümlichen Fall von Verschmelzung von Segmenten desselben Blattes, welcher die Möglichkeit innerer Verschmelzungen an einem anscheinend ungetheilten Blatte (nach der Anaphytose) darthut [1].

Die Ueberspreitung mittelst der angewachsenen Excrescenz *d* von jener mittelst der freien Excrescenz *c* unterscheidet sich also wesentlich darin, dass erstere nur von Theilen der durch innerliche dichotome Spaltung gesonderten Blatthälften, letztere durch Auszweigung eines besonderen Blattabschnitts zu Stande kommt.

Das vierflügelige Antherenblatt kommt nun offenbar mit der ersteren Art von Ueberspreitung mittelst angehefteter Excrescenz überein. Wenn die Anthere ganz ungetheilt ist, so entspricht sie einem Blatte, welches äusserlich ganz unverzeigt geblieben ist, doch aber durch lediglich innere dichotome Spaltung zwei neue Blattränder auf der Oberseite längs der Mediane hervorgetrieben hat, so

1) Das Hervorwachsen freier Blattränder und Blatttheile aus der Verbindungslinie zweier congenital verwachsener oder verschmolzener Blattorgane zeigen auch gewisse Rückbildungsstufen oder Anamorphosen der Fruchtschuppe der Abietineen (s. meine „Kritik" Fig. 4 u. 5); dort sind es jedoch ganze Blätter (die Carpelle), die so verschmolzen sind, hier am Hieraciumblatte sind es Blattsegmente desselben Blattes.

dass es aus zwei gegen einander mit den Rückseiten verkehrten und längs derselben bis zur Spitze des Blattes äusserlich vereinigten Dichotomiezweigen besteht (Fig. 54).

Dass diese Art der Ueberspreitung auf die doppelspreitige Anthere ihre Anwendung findet, nicht aber diejenige mittelst eines besonderen Blattabschnitts, dafür spricht weiter der Umstand, dass eine freie ventrale Antherenspreite als Emersion auf dem Staubblatt normaliter nirgends gefunden wird. Auch in abnormer petaloider oder laubiger Metamorphose habe weder ich noch Andere ein derartiges Staubblatt beobachtet; nur Müller Argov. berichtet von einem einzigen Falle bei Jatropha Pohliana, wo die Anthere aus zwei an der Basis zusammenhängenden dreilappigen, median hinter einander stehenden Blattabschnitten bestand, worauf wir noch zurückkommen.[1])

Dagegen findet nicht selten im Gegentheil eine Spaltung der Anthere in die beiden collateralen Hälften, in die beiden Theken, bald nur an der Spitze (also wie in Fig. 52), bald durch die ganze Anthere (z. B. bei Tilia), bald sogar bis in den Staubfaden hinein (Malvaceen u. a.) statt. Diese Spaltung weist darauf hin, dass nicht die beiden Emersionsfächer zu einander, zu einer besonderen Spreite gehören, sondern dass jedes Fächerpaar einer Theka zusammengehört. Jede Theka ist also ein auf innerer (bisweilen auch auf äusserlicher) Dichotomie beruhendes Blattsegment, dessen beide Fächer den beiden Sporangienreihen von Ophioglossum morphologisch gleichwerthig und homolog sind.

Demgemäss sind in Fig. 55, einen Antherenquerschnitt darstellend, A und B die beiden in der punktirten Linie (Blattmediane) verschmolzenen Blattsegmente, deren Blattränder in rr und $r'r'$ liegen. Die Blattoberseite ist durch dickere Linien ausgedrückt, die ganze vordere und hintere Seite der Anthere entspricht der Blattunterseite.

Mit der eben begründeten Auffassung der vierfächerigen Anthere sind auch alle an verlaubten und petaloiden Staubblättern zu beobachtenden Erscheinungen wohl vereinbar.

---

1) Jedoch fand Müller bei derselben Jatropha auch ein verlaubtes zweispaltiges Staubblatt, dessen collaterale Hälften mit den Unterseiten gegen einander gekehrt waren, ganz ähnlich wie der obere Theil unserer Fig. 52 (S. Master's Veg. Teratology p. 255 Fig. 135).

So z. B. zeigt die in Fig. 56 reproducirte Form der verlaubten Anthere von Dictamnus, die der Normalform, in welcher die Fächer am Grunde ebenfalls vereinigt sind, noch sehr nahe steht, jedes der beiden median vereinten Blattsegmente (Theken) durch Vereinigung der Blattränder ebenso becher- oder tutenförmig gebildet, wie es das ganze Carpellarblatt und das integumentbildende Ovularblättchen ist. In den weiteren Verlaubungsgraden (l. c. Fig. 39—44), in denen die Excrescenz relativ immer kleiner auftritt, öffnen sich zunächst die beiden Antherentuten am Grunde, d. h. ihre Ränder trennen sich daselbst, dafür aber vereinigen sich die beiden Ränder der Excrescenz am Mittelnerven (l. c. Fig. 41, auch unsere gegenwärtige Fig. 54).

In Fig. 57, 58 sind ferner verlaubte Staubblätter aus vergrünten Blüthen eines Garten-Delphinium dargestellt, an denen die Excrescenz nicht wie bei Dictamnus fast flach, sondern stark vertieft ist (besonders in Fig. 58), mit einer Falte in den Mittelnerv herablaufend; die Excrescenz ist becherförmig.

Natürlich sind die beiden Dichotomiezweige eines durch Ueberspreitung vierflügeligen Blattes nicht in einer mathematischen Linie, sondern in einem mehr oder weniger breiten Streifen vereinigt. Wenn sich nun dieser Streifen (Connectiv) an der Antherenspreite beträchtlicher quer verbreitert, so spricht sich in dieser Verbreiterung congenitale Verschmelzung der beiden aufeinanderliegenden Segmenthälften (*a* und *a'* sowie *b* und *b'* in Fig. 55b) aus.

Mein früherer Vergleich des vierflügeligen Staubblattes mit dem doppelspreitigen Ophioglossumblatte scheint also nicht richtig gewesen zu sein, nachdem die Bildung eines besonderen ventralen Abschnitts und der Zuwachs zweier neuen Segmenttheile bei interner Dichotomie sehr verschiedene morphologische Vorgänge zu sein scheinen. Und doch ist dieser Unterschied mehr scheinbar als wirklich und wesentlich, was aus folgender Erwägung sich ergeben wird.

Auch die selbständig ausgegliederte ventrale Spreite (*c* der Fig. 82) läuft am Grunde des Hauptblattes des genannten Hieracium glanduloso-dentatum mit zwei Flügeln herab, welche immer noch übrig bleiben, auch wenn die Spreite selbst auf Null reducirt wäre. Es kommen ferner auch anderweitig Excrescenzen vor, welche mit

ihrem unteren Theile der Hauptspreite wie angewachsen sind (gleich der Excrescenz *d* in Fig. 52), mit ihrem oberen Theile aber als freier Blattzipfel ausgegliedert sind, wie z. B. die mediane Excrescenz am Perigonblatt von Tulipa sylvestris Fig. 70 und wie die ähnlichen Excrescenzen an der Corolle von Gloxinien. Wir dürfen daraus abnehmen, dass die beiden so verschieden scheinenden Arten von Ueberspreitung doch nur relativ verschieden sind und auf ein Princip zurückführbar sein müssen. Dies Princip ist die interne Dichotomirung und Gegeneinanderrollung der Dichotomiezweige, wie es Fig. 53 für das bewusste Hieraciumblatt veranschaulicht. Diese Figur stellt das Blatt auch äusserlich und zwar bis zur Basis dichotom getheilt vor; die inneren Ränder beider Segmente haben sich oben in die Breite wachsend theilweise (*dd'*) umgerollt, tiefer unten ebenfalls, jedoch sind sie dort in zwei Blattzipfel ausgewachsen. Lassen wir nun die beiden Hauptsegmente von der Basis bis zu dem Punkte *ef* vereinigt sein und auch die Lappen *c'* und *c''* an den inneren Rändern mit einander verschmelzen, so wird daraus die Fig. 52 hervorgehen. Die ventrale Spreite *c* ist eben homolog den beiden medianen Randzipfeln *c'* und *c''* zusammengenommen. Diese können zu einer Spreite verschmelzen, ebenso wie die beiden Hauptsegmente *A* und *B*, ebenso wie in dem ventralen Segment am tutenförmigen Syringablatte die beiden Seitenlappen des dreitheiligen Blattes verschmolzen sind. Nun kann aber auch ein freier Blattzipfel mit dem Hauptblatt sympleurisch verschmolzen sich bilden, wie die zerschlitztblätterigen Varietäten ganzblätteriger Formen es lehren; es ist also auch ein solches Läppchen *c'* und *c''* homolog einem nicht abgetheilten umgerollten Blattrandtheile. Lassen wir also die Lappen *c'* und *c''* nicht nur mit einander, sondern auch mit den inneren Rändern der Hauptsegmente verschmelzen, d. h. das ventrale Segment *c* in seiner Mittellinie mit der Mediane des Hauptblattes vereinigt werden, so resultirt daraus eine Ueberspreitung mittelst umgerollter medianer Blattränder. Ich hatte also doch auch Recht, zu sagen, dass die ventrale Excrescenz einer Antherenspreite dem ventralen, jedoch der Mediane des Hauptblattes angewachsen gedachten Abschnitte des Ophioglossumblattes homolog ist. Was mir aber damals noch nicht bekannt war und was mir erst das merkwürdige Hieraciumblatt zum Bewusstsein gebracht hat, das war das Prinzip

der innerlichen medianen oder dichotomen Theilung mit Entgegenkehrung der beiden Dichotomiesegmente (Blatthälften).

Weil also zwischen den beiden Arten der Ueberspreitung nur der besprochene relative Unterschied besteht, so finden wir denn auch die Emersionsfächer auf verlaubten oder petaloiden Antheren öfter nach oben in einzelne freie Läppchen ausgehend, wie z. B. am petaloiden Staubblatt der Camellie l. c. Taf. VII, Fig. 35. Hier haben sich eben die Lappen *c'* und *c''* der Fig. 53 nicht vereinigt. Auch dürfen wir uns nicht wundern, wenn einmal wie bei Jatropha Pohliana auf der verlaubten Anthere die Ueberspreitung mittelst eines freien ventralen Blattzipfels zu Stande kommt.

Dasselbe Princip wie bei der Ueberspreitung der Anthere waltet auch ob bei der Bildung anderer medianer Emergenzen. Dazu gehören z. B. die an der Mittelrippe der Kohlblätter abnormer Weise auftretenden Emersionslappen, die auch manchmal Blatttuten bilden gleich dem Syringablatte Fig. 45, dann die Excrescenzen der Aussenseite der Corollen von Gloxinien, die bereits erwähnte rückseitige Excrescenz des Tulpenpetalums (Fig. 70), die carpellartig ausgebildeten Excrescenzen auf Mohnkapseln (Papaver orientale) aus A. Braun's Sammlung u. s. w.

Von diesen medianbürtigen Excrescenzen, welche auf innerlicher medianer Spaltung (wir könnten auch sagen, auf congenitaler Verschmelzung zweier Dichotomiesegmente) des Blattes beruhen, sind zu unterscheiden die randbürtigen Excrescenzen, welche bei congenitaler Verwachsung von Blatträndern auftreten. Solcher Art waren die Auswüchse, welche aussen rings um die Basis einer abnormen, mir von Herrn Prof. Magnus in Berlin einmal mitgetheilten[1]) Mohnkapsel einen lappigen Kragen bildeten. Die läppchenartigen Excrescenzen standen an den Suturen der Carpelle; diese waren nicht alle durchgängig verschmolzen und dort, wo sie getrennt geblieben waren (wie bei *e* in der Fig. 67), war es ersichtlich, dass der nach aussen umgeschlagene Blattrand der Carpelle die Excrescenz hervorbrachte, in der Weise, dass die Blattränder je zweier benachbarten Carpelle verschmelzend eine Excrescenz bil-

1) Ueber diese und die oben erwähnten medianen Excrescenzen aus Mohnkapseln hat Magnus auch in den Sitzungsberichten des botanischen Vereins von Brandenburg (26. Mai 1876 p. 77) eine Mittheilung gemacht.

deten. (Eine ganz analoge Umrollung der Blattränder an der Spitze der Carpelle führt auch zur Bildung der Narbenlappen der Mohnkapsel.) In dieselbe Kategorie randbürtiger Excrescenzen gehört auch die Grundspreite des verlaubten Ovulums (*s* in Fig. 12 oder Fig. 27) und des tutenförmigen Syringablattes (Fig. 39 u. s. w.), welche, wie dargethan, aus den mit ihren inneren Rändern verschmolzenen Randzipfeln des dreitheiligen Ovularblättchens und des dreitheiligen Fliederblattes besteht.

Mögen nun die Excrescenzen des Blattes medianbürtig oder randbürtig sein, in beiden Fällen findet eine Umrollung der Ränder statt und hiermit erklärt sich das empirische Gesetz der sogenannten Spreitenverkehrung.

Da auch die blattunterseitigen Schleier der Farne und die blattoberseitigen Ovula Excrescenzen sind und da diese uns hier besonders interessiren, so werden wir noch die Frage zu beantworten haben, ob und wie sie denn auch dem soeben gefundenen Begriffe der Excrescenz entsprechen. Dass die einzeln medianen Ovula (wie bei Cabombeen, Podocarpeen) medianbürtige Excrescenzen des Carpells sind, bedarf keiner weiteren Ausführung. Aber wie steht es mit den über die Blattfläche zerstreuten oder näher dem Blattrande (auf breiten Placenten) gehäuften Indusien und Ovulis? Der klarste und einfachste Fall ist wieder der, dass je ein Blattzipfel eines zertheilten Blattes eine Excrescenz trägt, was bei den Farnen vorkommt. Im Falle, dass das Indusium terminal oder eigentlich subterminal angelegt wurde, ist der Blattlappen dessen Emersionsspreite, und ist, wie wir erkannt haben, wie beim Syringablatte Fig. 39 zwei verschmolzenen Seitenlappen äquivalent, also eine randbürtige Excrescenz. Wenn aber umgekehrt (dem Gesetz der zeiträumlichen Verkehrung gemäss) das Indusium aus dem Blattzipfel hervorgeht, so kehrt sich das Verhältniss zwischen Haupt- und Seitenabschnitten um, der Blattzipfel ist dann der Hauptabschnitt, das Indusium entspricht den verschmolzenen Seitenlappen und ist offenbar eine medianbürtige Excrescenz des Hauptabschnitts, denn dieser ist wie im früheren Falle als innerlich zweitheilig aufzufassen.

Wenn endlich das zahlreiche Indusial-Excrescenzen tragende Fruchtblatt auch ungetheilt ist, so dürfen wir es nach dem früher Gesagten doch als einem zusammengesetzten, jedoch sympleurisch

verschmolzengliedrigen Blatte gleichwerthig und jede Excrescenz als einem Blattgliede zugehörig betrachten; giebt es ja auch genug Uebergänge, in denen die Blattzipfel, die eine Excrescenz tragen, schon zum grossen Theil verschmolzen und nur mit den Enden frei sind (wie z. B. bei Cyathea). Dasselbe gilt von einem Carpell, welches auf seiner Oberseite zahlreiche dichlamyde oder synchlamyde Ovula erzeugt. Die flächenständigen Indusien und Ovula sind mithin medianbürtige Excrescenzen einzelner Blattglieder, welche freilich in ihrer Verschmelzung nicht einzeln wahrnehmbar, sondern nur potentiell im Carpelle enthalten und vorstellbar sind.

Zum Schlusse noch einige Worte über die Homologien des Staubblattes der Angiospermen und des phanerogamen Fruchtblattes. Jedes Pollenfach der Angiospermen ist, wie ich es schon in den „Teratologischen Beiträgen“ in diesen Jahrbüchern ausgeführt habe, homolog einer randständigen Längsreihe von Eichen, ebenso wie eine Reihe der kaum ausgegliederten Sporangien von Ophioglossum homolog ist einer Reihe von wohlausgegliederten Sporangien von Botrychium. Sowie ferner die Angiospermen-Anthere aus vier Fächern besteht, so finden wir auch nicht gar selten zwei Reihen von Eichen auf jedem Carpellrande. An abnormen vierflügeligen Antheren von Sempervivum tectorum werden denn auch die Ovula an allen vier Flügelrändern als die Zipfel derselben angetroffen.

Ferner kommen die seltenen Fälle in Betracht, wo das Carpell ein medianes Ovulum (oder mehrere übereinanderstehende) auf der Oberseite trägt, wie dies bei den Cabombeen und unter den Gymnospermen bei den Podocarpeen der Fall ist. Das ventrale Ovulum ist da einer ventralen Emersionsspreite (wie *c* in Fig. 52) und somit auch den beiden Emersionsfächern einer Anthere homolog, etwa so wie die einzelne ventrale Sporocyste von Lycopodium homolog ist der ganzen fertilen Ventralspreite einer Ophioglossee. Es ist das wieder jene eigenthümliche (durch Anaphytose erklärliche) Homologie des Theiles mit seinem Ganzen.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIX.

Fig. 1—10. Einige Integumentbildungen nebst zugehörigen Fiederblättchen.

Fig. 1. Von Thyrsopteris elegans.

Fig. 2. Von Cyathea.

Fig. 3. Von Trichomanes.

Fig. 4. Von Davallia canariensis.

Fig. 5. Von Cystopteris.

Fig. 6. Von Nephrodium filix mas.

Fig. 7. Von Aspidium.

Fig. 8, 9 und 10. Verschiedene Formen des Indusiums von Athyrium filix femina.

Fig. 11—19. Verschiedene Formen des verlaubten Ovulums resp. Ovularblättchens.

Fig. 11—12. Von Reseda.

Fig. 13. Von Alliaria.

Fig. 14. Von Trifolium, *A* von der Oberseite, *B* im Durchschnitt.

Fig. 15. Von Anagallis, *A* von der Oberseite, *B* von rückwärts.

Fig. 16, 17, 18. Von Hesperis.

Fig. 19. Von Alliaria.

Fig. 20—34. Zusammenhängende Reihe von Formen des Ovularblättchens oder auch des Sporenblättchens in schematischen Längsschnitten; die stärkeren Linien bedeuten die Blattoberseite.

Fig. 20. Vergrüntes aber nicht blattartig gebildetes Ovulum mit terminalem Nucellus.

Fig. 21. Verlaubtes Ovularblättchen mit terminalem Nucellus.

Fig. 22. Ovularblättchen mit lateral gewordenem und zwar auf die Oberseite gerücktem Nucellus.

Fig. 23. Desgleichen; beginnt im oberen Theile um den Nucellus die innere Integumentkappe zu bilden.

Fig. 24. Ein eben solches Ovularblättchen mit gleichmässig glockigem Integument.

Fig. 25. Desgleichen, aber der untere Theil des Ovularblättchens (Funiculus) nicht blattartig.

Fig. 26. Am Becher (wie in Fig. 24) zweigt sich die Grundspreite *s* ab, vom unteren Theile des Blättchens ausgehend.

Fig. 27. Dieselbe Spreite (Funicularspreite, Fiederblättchen des Farnblatts) vom Becher vollständig gesondert.

Fig. 28. Die der Grundspreite zugekehrte Wandhälfte *i* (in Fig. 27) des Bechers ist auf Null reducirt oder in der Grundspreite *s* aufgegangen, nur die Wandhälfte *v* geblieben (Cystopteris, Lygodium).

Fig. 29 Der Becher ist gänzlich auf Null reducirt, hiermit das Sporangium *p* auf die Unterseite des Blättchens gerückt.

Fig. 30. Die Grundspreite, nach ihrer Unterseite hin umgerollt, beginnt das äussere Integument zu bilden (bei Hesperis).

Fig. 31. Das äussere Integument gleichmässig glockig; das doppelt behüllte Ovulum ergiebt sich daraus.

Fig. 32. Das äussere Integument in die Grundspreite und einen besonderen Scheidentheil gesondert oder verzweigt (bei Alliaria).

Fig. 33. Die beiden Integumente hoch hinauf verschmolzen.

Fig. 34. Dieselben zu einem einfachen Integumente verschmolzen.

Fig. 35. Ein Ovulum oder becherförmiges Sporenblättchen (von Lygodium); in *t* die primäre Spitze, aus der das Sporangium oder Nucellus *s* hervorgeht; in *a* die secundäre und definitive Spitze des ganzen Blättchens.

Tafel XX.

Abnorme Blätter von Syringa vulgaris.

Fig. 36 und 37. Beginnende, noch schwache Becherbildung.

Fig. 38 und 39. Der Becher gebildet, sein Stiel die mehr oder weniger zu einer Grundspreite verschmolzenen Seitenlappen tragend.

Fig. 40. Grosse Grundspreite mit kleinem blattunterständigem Becher.

Fig 41. Die beiden Lappen der Grundspreite oberseits bis gegen die Basis unterscheidbar, in *A* von oben, in *B* von unten mit verkümmertem stielartigem Endtheile.

Fig. 42. Ein nur einerseits eingeschnittenes Blatt mit nach oben gerollten und verschmolzenen Rändern des Seitenlappens und Endlappens. *A* von oben, *B* von der Unterseite.

Fig. 43. Grosser Blattbecher mit kleinem, nicht als freie Spreite emporgewachsenem Grundspreitentheil.

Fig. 44. Ganz einfacher Blattbecher.

Fig. 45. Ein Blatt mit einem kleinen Becher aus der Oberseite.

Fig. 46. Ein flaches Blatt, aus welchem das becherförmige Blatt Fig. 47 durch Zusammenlegen der Linien *ac* und *bc* hervorgeht.

Fig 48. Ein Becherblatt wie in Fig. 46, jedoch der Becher mit der Grundspreite bis zu den Punkten seines Randes *hi* verschmolzen.

Fig. 49. Ein flaches Blatt, dreispaltig; durch Vereinigung der Linien *fac* und *gbc* geht die Becherform Fig. 50 hervor.

Fig. 51. Ein flaches Blatt, bis zur Mittelrippe dreitheilig; aus welchem durch Vereinigung der Linien *fc* und *gc* über dem Terminalblättchen und durch Verschmelzung der Ränder *hc'* und *ic'* des Terminalblättchens ein Becherblatt wie Fig. 39 hervorgeht.

Tafel XXI.

Fig. 52. Ein abnormes Grundblatt von Hieracium glanduloso-dentatum, an der Spitze zweispaltig (in die Zipfel *a* und *b* gespalten), eine Ueberspreitung *d* bildend, am Grunde mit einer ventralen Spreite *c*. Die Zeichnung ist insofern vereinfacht, als die Bezahnung der Blattränder weggelassen wurde.

Fig. 53. Dasselbe schematisch bis gegen die Basis in *A* und *B* getheilt, oberwärts mit umgerollten Rändern *dd'*, an der Basis mit zwei umgerollten inneren

Seitenzipfeln *c' c''*. Durch Verschmelzung der Hälften bis zu den Punkten *ef* und der Seitenzipfel *c' c''* würde Fig. 52 hervorgehen.

Fig. 54. Ein ungetheiltes Blatt mit völlig angewachsener Excrescenz; *ab* die ursprünglichen Blattflügel, *cd* die Flügel der Excrescenz.

Fig. 55. Antherenquerschnitt; *AB* beide Theken oder Blatthälften; *A* mit den Blatträndern *rr*, *B* mit *r'r'*.

Fig. 56. Verlaubte Anthere von Dictamnus.

Fig. 57, 58. Verlaubte Antheren von Delphinium.

Fig. 59—66. Petaloide Antheren von Dictamnus.

Fig. 67. Theil einer abnormen Mohnkapsel, aus drei Carpellen bestehend, aussen am Grunde mit einem Kragen von Excrescenzen, als nach aussen umgerollten Blatträndern. Die Carpelle sind fast flach, zwei davon, *c* und *c'* bis zur Spitze verschmolzen, das dritte *c''* mit der Spitze, deren umgerollte Blattränder die Narbenexcrescenz bilden, frei, nur unterwärts verschmolzen. Bei *e* der umgeschlagene untere Blattrand des Carpells *c*, dem Kranze der basilären Excrescenzen angehörig. Die Kapsel aus der Sammlung von Herrn Prof. Magnus in Berlin.

Fig. 68. Blattgrund eines normalen Haselnussblattes.

Fig. 69. Schildförmiger Blattgrund eines abnormen Haselnussblattes.

Fig. 70. Perigonblatt einer Tulipa sylvestris mit einer rückseitigen Excrescenz. Aus der Sammlung von Prof. Magnus.

Fig. 71. Sporangium als einfaches Thallom oder Sporogon der Moose.

Fig. 72. Sympodial verzweigter Stock von Sporogonien, deren untere als Blätter *bl* metamorphosirt.

Fig. 73. Aehnliches Sympodium; die oberen Sporangien selbst wieder verzweigt in den Blatttheil und Sporangientheil (ventrales Blättchen). (Lycopodiaceen.)

Fig. 74. Ventrales Sporangium selbst wieder sympodial verzweigt, in zwei Reihen Fiederblättchen *sp*. (Ophioglossum.)

Fig. 75. Einzelnes Sporangium im Grunde des Indusium (Lygodium).

Fig. 76. Sympodium von Sporangien (Receptaculum) mit trichomwerthigen Sporangien *sp* (Hymenophyllaceen).

Fig. 77. Gipfeltheil des fertilen Blattes von Meniscium, als zusammengesetztes Blatt dargestellt.

Fig. 78, 79. Schematische Darstellung des wechselnden Kraftverhältnisses zweier Glieder *b* und *s* (z. B. Fiederblättchen *b* und Sporangium oder Nucellus *s* u. s. w.). In Fig. 78 *s* terminal und *b* lateral an dem durch Punkte angedeuteten Höcker entstehend, in Fig. 79 *s* lateral und *b* terminal.

Fig. 80. Schematischer Längsschnitt eines Ovulum, *bb* becherförmiges Integument, *n* lateraler Nucellus.

Fig. 81—84. Sporangientragende Schildchen von Equisetum und Uebergänge in gewöhnliche Equiseten-Blätter.

Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der Monokotylen-ähnlichen Eryngien.

Von

Martin Möbius.

Mit Tafel XXII — XXIV.

I. Einleitung.

Unter den Arten der Gattung Eryngium giebt es bekanntlich eine Gruppe, welche von unseren einheimischen Arten und den meisten Umbelliferen in ihrem Habitus so abweicht, dass sie demjenigen vieler Monokotyledonen, wie Pandanaceen, Bromeliaceen u. a. nahe kommt. Diese sogenannten schmalblätterigen oder parallelnervigen Eryngien sind sämmtlich amerikanisch und in Folge dessen erst seit Anfang vorigen Jahrhunderts bekannt geworden. Das erste, welches man kennen lernte, war das von D. J. Banister in Virginien aufgefundene E. aquaticum L. Samen davon wurden nach England geschickt und aus ihnen im Garten der Universität Oxford Pflanzen gezogen, welche Robert Morison[1]) beschrieben hat. Er bezeichnet es als „Eryngium Virginianum Yuccae foliis, spinulus raris tenellis et inutilibus marginibus appositis.“ Er sagt ferner von ihm, dass seine im ersten Jahre entstehenden Blätter denen von Yucca so ähnlich seien, dass es nicht mit Unrecht in dieselbe Species gebracht werden dürfe. Als E. aquaticum wurde es von Linné[2]) be-

---

1) Morison, R., Plantarum historiae universalis Oxoniensis pars tertia. Oxonii. 1725.

2) Linnaeus, species plantarum 1753.

zeichnet, welcher dazu bemerkt: „Facies et folia Bromeliae minoris, sed haec ciliata spinis capillaribus flexilibus mitibus." — Ph. Miller[1]) beschreibt es darauf genauer, giebt an, dass es eine bleibende Wurzel (Rhizom) hat, welche verschieden lange Blätter treibt, die am Rande sägeförmig gezähnt sind und mit Dornen endigen, und vergleicht die Blätter mit denen von Aloë und Yucca. Die erste Abbildung davon gab Jacquin[2]).

Nachdem dieses parallelnervige Eryngium bekannt geworden war, folgten bald mehrere, zunächst durch Cavanilles[3]), welcher einige Species beschrieb. In seiner Eryngiorum historia[4]) nennt Delaroche schon zehn Arten mit „foliorum nervis simplicibus parallelis" und giebt von den meisten gute Abbildungen. Er macht darauf aufmerksam, dass ihre Blätter durch den Verlauf der Nerven die grösste Aehnlichkeit mit denen vieler monokotylen Pflanzen haben. „Solche Blätter aber", sagt er, „könnte man für Blattstiele halten, die durch Unterdrückung der übrigen Blatttheile stark entwickelt sind. Denn ihnen sehr ähnlich sind die Blattstiele von E. amethystinum und gewisser anderer Arten." Delaroche ist der erste, der auch den anatomischen Bau, wenigstens von Rhizom und Stengel, untersucht und darüber einige Bemerkungen gemacht hat.

Die Zahl der bekannten Arten wurde bedeutend vermehrt durch die von A. v. Chamisso[5]) bei der Romanzoff'schen Expedition gesammelten Formen, welche er mit D. v. Schlechtendal benannte und charakterisirte. Es waren dies 12 neue Species. Auch Lamarck[6]) lehrte einige neue Arten kennen. In Decandolle's Prodromus[7]) werden ausser einer Anzahl amerikanischer Arten mit zertheilten oder ganzen und fast parallelrandigen Blättern

1) Miller, Ph., The Gardeners dictionary, London 1731 (deutsche Uebersetzung von 1772, Nürnberg)

2) Jaquin, N. J., Icones plantarum rariorum, Wien 1781—93.

3) Cavanilles, Icones et descriptiones plantaram. Matriti 1791—1801.

4) Delaroche, François. Eryngiorum nec non generis novi Asclepideae historia. Parisiis 1808.

5) A. de Chamisso et D. de Schlechtendal, De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis. Linnaea I, 1826.

6) Encyclopédie méthodique Botanique. Paris 1783—1807. Vol. IV. P.

7) Aug. Pyr. Decandolle, Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Pars quarta. Parisiis 1830.

in § 2 19 Species aufgeführt, die bezeichnet werden als: „Parallelinervia, foliorum radicalium nervis parallelis longitudinalibus, limbo forsan nullo et foliis ad petiolos reductis.“ Diese Auffassungsweise des Blattes, welche, wie oben angegeben, von Delaroche stammt, wird auch von Decaisne[1]) getheilt, der zuerst die morphologischen Eigenthümlichkeiten dieser Species eingehender behandelte. Dass die Blätter der schmalblätterigen Eryngien den Blattstielen oder Mittelrippen[2]) der gewöhnlichen entsprechen, glaubt er auch daraus schliessen zu können, dass die Luftkanäle, welche in den Blättern von E. fistulosum (Aut.?), E. corniculatum (Lamk.) etc. auftreten, sich in den Blättern von E. eburneum, pandanifolium etc. wiederfinden. Aus dieser Anschauung folge auch, dass die Zähne am Blattrande der schmalblätterigen Arten als reducirte Fiederlappen aufzufassen seien. In anatomischer Hinsicht macht er die Bemerkung, dass die Anordnung der Luftgänge und die Natur der sie unterbrechenden Diaphragmen, sowie der grosse Reichthum an Krystall-führenden Zellen die grösste Analogie mit den Verhältnissen bei Pandanaceen u. a. darbieten. Nach Decaisne lassen sich die in ihren Blättern einander äusserst ähnlichen Arten in zwei Gruppen theilen, je nachdem ihre Blüthenköpfchen ein Involucrum haben oder nicht. Hauptsächlich beschäftigt er sich mit der eigenthümlichen geographischen Verbreitung der betreffenden Formen. Nach ihm giebt es etwa 30 Arten, die sich zwischen dem 35. und 40. Breitengrade in beiden Hemisphären Amerikas finden, so dass man von jedem Eryngium mit monokotylenähnlichen Blättern sogleich weiss, dass es amerikanisch ist. Bei keiner anderen Species könne man mit gleicher Sicherheit aus dem Habitus auf das Vaterland schliessen. Es sei aber unbegreiflich, wie die unter sich ähnlichen Formen parallelnerviger Eryngien ohne Verbindung an so entfernten Stellen Amerikas, in Virginien und Paraguay, auftreten. Mit Ausnahme von E. ebracteatum und E. Sanguisorba, die sich in Brasilien und Bolivia finden und von E. foetidum, das überall in den Tropen eingeführt zu sein scheine, sei der Bezirk jeder Species

1) Bulletin de la Société botanique de France. Tome 20, 1873.

2) Delaroche (a. a. O) vergleicht sie nur mit Blattstielen, nicht mit Mittelrippen, wie Decaisne von ihm angiebt.

sehr beschränkt. Diese Formen kämen dabei nur an bestimmten Oertlichkeiten vor, an anderen, die doch dieselben Temperatur-, Bodenverhältnisse etc. bieten, fehlten sie. Die schönsten Arten mit parallelnervigen Blättern wachsen nach Decaisne in den weiten brackigen Marschen Floridas und in den bergigen und feuchten Wäldern Mexikos zugleich mit solchen von europäischem Habitus. Um sich die jetzige Verbreitung zu erklären, könne man sich vorstellen, dass diese Eryngien auf eine Stammart zurückführbar seien die zu einer Zeit, als Nord- und Süd-Amerika noch durch breites Land verbunden waren, sich auch zwischen den jetzigen Wohnorten gleichmässig verbreitete. Als dann die Trennung der Länder eintrat, wurde die Stammart auseinandergerissen und indem die Eryngien mit zerschnittenen Blättern sich in den Tropen ausbreiteten, drängten sie die parallelnervigen an die äussersten Grenzen. Dagegen meint Decaisne doch, dass man die schmalblätterigen bei ihrer stärkeren Entwickelung für die vollkommeneren und also auch später aufgetretenen halten müsse. Die von ihm neu aufgestellten Arten sind E. eburneum, E. Ghiesbreghtii, E. Lasseauxi und E. platyphyllum.

Diese Arbeit von Decaisne ist — soweit dies zu ermitteln war — die erste, welche sich speciell mit den schmalblätterigen Eryngien beschäftigt. Ausser der einen oben angeführten Bemerkung enthält sie aber auch nichts Anatomisches.

De Bary[1]) erwähnt wie Decaisne, dass die Mittelschicht des Blattgewebes bei den in Rede stehenden Pflanzen frühzeitig zur Bildung lysigener Luftgänge zerstört wird und dabei zahlreiche das Blatt durchziehende röhrige Gänge entstehen[2]). Ferner giebt er an, dass von Nicht-Monokotyledonen sich durch parallele Nervatur auszeichnen die Blätter mancher schmalblätterigen Eryngien, wie E. pandanifolium und E. junceum[3]). In denselben fänden sich zwischen den parallelen Longitudinalbündeln nur Querästchen, bei ähnlichen

1) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

2) a. a. O. p. 424.

3) p. 313.

anderen schmalblätterigen Arten, wie E. aquaticum, übrigens auch freie Enden und Netzanastamosen[1]).

Die ausführlichste systematische Beschreibung der schmalblätterigen Eryngien gab Urban[2]) in der „Flora Brasiliensis“ mit Abbildungen und Analysen der meisten beschriebenen Species. Herr Dr. Urban hatte die Güte, nicht nur die Arten, welche der Heidelberger botanische Garten enthielt, zu bestimmen, sondern auch, mit Genehmigung des Direktors, Herrn Professor Eichler, aus dem Berliner Herbarium eine ganze Anzahl von Blattstücken anderer Arten mir zu schicken. Es sei mir erlaubt, den genannten Herren an dieser Stelle meinen Dank dafür auszusprechen. So wurde es mir möglich, 20 amerikanische Arten auf den anatomischen Bau der Blätter zu untersuchen. Die anderen Organe der Pflanze konnten an dem frisch vorhandenen Material der Arten: E. aquaticum L., E. Lasseauxi Dcne., E. paniculatum Delar. und E. Decaisneanum Urb. bearbeitet werden. Die Aufgabe war, zu untersuchen, in wie weit sich die Aehnlichkeit, welche die schmalblätterigen Eryngien in ihrem Habitus mit Monokotyledonen zeigen, auch auf ihren anatomischen Bau erstreckt und denselben sowie die Entwickelung der Pflanze und ihrer einzelnen Gewebeformen darzustellen. Die Resultate der im botanischen Institut der Universität Heidelberg ausgeführten Arbeit sind im Folgenden enthalten.

Bevor ich zu einer Darlegung derselben schreite, sei es mir erlaubt, dem Direktor des Instituts, Herrn Professor Pfitzer, meinem hochverehrten Lehrer, der mich bei dieser Arbeit in freundlichster Weise geleitet und unterstützt hat, meinen innigsten Dank auszusprechen.

1) p. 315.
2) Martii Flora Brasiliensis. Vol. XI, Pars I, 1861—79.

II. Anatomie des Blattes.

Um die Unterschiede zwischen dem Blattbau der streng parallelnervigen Eryngien von denen mit netzaderigen Blättern zu zeigen, will ich auch von letzteren eine kurze Darstellung ihres anatomischen Verhaltens geben. Wir werden sehen, dass wie in morphologischer so auch in anatomischer Beziehung ein allmählicher Uebergang zwischen den beiden bezeichneten Gruppen stattfindet und in der Reihenfolge, welche sie auf diese Weise bilden, sollen die verschiedenen Arten besprochen werden.

Wir haben zunächst eine Gruppe von europäischen und asiatischen Arten, deren Wurzelblätter zwar verschieden gestaltet sind, theils vielfach zerschnitten oder gelappt, theils ganz mit gezähntem Rande, immer aber eine deutliche Trennnng von Blattfläche und Blattstiel zeigen. Von den untersuchten Arten gehören hierher: E. amethystinum L., E. maritimum L., E. planum L., E. giganteum Bieb., E, Oliverianum Laroch., E. Billardieri Laroch., E. campestre L. Ihre Blätter stimmen in anatomischer Beschaffenheit nahezu mit einander und mit denen der meisten Dikotyledonen überein, nur die letztgenannte Art zeigt einige Abweichungen, wesshalb sie zuletzt noch gesondert geschildert werden soll. Was zunächst die Blattfläche betrifft, so treten in ihr die Mittelrippe und die kräftigeren Nerven stark hervor. In den dazwischen liegenden Theilen ist das Grundgewebe in Pallisadenparenchym, das auf der Oberseite liegt und 2–3 oder noch mehr Zelllagen stark ist, und in Schwammparenchym auf der Unterseite, das aus ca. 6 Zelllagen besteht, geschieden. Beide Gewebeformen führen Chlorophyll, farblos ist nur das Parenchym, welches die stärkeren Gefässbündel und deren Collenchymscheiden umgiebt. Ausserdem ist bei den meisten Arten auf der Unterseite — bei E. giganteum und Oliverianum sogar auf beiden Seiten — ein einschichtiges Hypoderma vorhanden, dessen Zellen kleiner als die des anstossenden inneren Gewebes sonst aber von derselben Beschaffenheit sind. Indem sie einen röthlichen Zellsaft führen, bewirken sie die röthliche Färbung, welche diese Blätter oft zeigen. Im Hypoderma der Oberseite von E. giganteum und Oliverianum ist dieser Zellsaft mehr braun als roth

gefärbt. In den Blattrippen finden wir kein Chlorophyll führendes Gewebe, sondern oberhalb und unterhalb des Gefässbündels, aber nicht bis zu diesem herantretend, einen der Epidermis anliegenden Collenchymstrang, welcher auch das gefärbte Hypoderma unterbricht. Wie bereits angedeutet, werden die grösseren Gefässbündel noch selbst von einer Collenchymscheide umgeben, die besonders auf der Bastseite stark entwickelt ist. Oberhalb und unterhalb der Gefässbündel in dem farblosen Parenchym verlaufen die Oelgänge.

Die Zellen der Oberhaut (E. giganteum und E. planum) haben von der Fläche gesehen eine unregelmässig bogige Begrenzung, doch so, dass die Ausbuchtungen benachbarter Zellen lückenlos ineinandergreifen. Die von Nebenzellen umgebenen Spaltöffnungen sind ziemlich zahlreich vorhanden und zwar gleichmässig auf der Ober- und Unterseite. Ihre Pori sind unregelmässig nach verschiedenen Richtungen gestellt.

Die Blattscheide, welche immer stark entwickelt ist, weicht in einigen Verhältnissen von der Blattspreite ab. Die Blattrippen treten hier fast gar nicht hervor, d. h. an den Stellen, wo die Gefässbündel verlaufen, ist das Blatt kaum dicker als in den rein parenchymatischen Theilen. Chlorophyll fehlt bei den grundständigen Blättern hier gänzlich, bei den höher inserirten nur auf der dem Stamme anliegenden Oberseite, während es sich auf der Unterseite vorfindet. Fast das ganze Blattgewebe zwischen den Rippen wird von Parenchym gebildet, nur auf der Unterseite — bei E. giganteum und E. Billardieri auch auf der Oberseite — ist ein collenchymatisches, 1—2 Zelllagen starkes Hypoderma vorhanden, dessen Zellinhalt ungefärbt ist. Die Gefässbündel sind ebenso wie in der Blattfläche von einer Collenchymscheide umgeben. Unterhalb der stärkeren Bündel liegt dicht unter der Epidermis ein Collenchymstrang, ausserdem finden wir bei E. Oliverianum und E. Billardieri unter dem Gefässbündel einen solchen frei im Parenchym verlaufenden Strang, dessen Mitte ein Oelgang durchzieht. Sonst sind die Oelgänge in einem Ring um jedes Gefässbündel in geringem Abstande von demselben vertheilt; bei E. amethystinum sind nur zwei Oelgänge in einer Blattrippe enthalten, von denen der eine ober-, der andere unterhalb des Bündels verläuft. Die eben genannten Species (E. Oliverianum und E. Billardieri) zeichnen sich

noch dadurch aus, dass die Blattscheide von Luftgängen längs durchzogen wird, welche durch die die Gefässbündel enthaltenden Gewebeplatten von einander getrennt werden. —

Von dem eben beschriebenen Typus weicht E. campestre insofern ab, als in seiner Blattfläche auf beiden Seiten ein deutliches Pallisadenparenchym, in der Mitte farbloses Schwammparenchym vorhanden ist, ferner dadurch, dass in der sehr stark hervortretenden Mittelrippe mehrere Gefässbündel in eigenthümlicher Anordnung liegen. So finden sich in einem mässig starken Mittelnerv (s. Taf. XXIII, Fig. 12) vier Gefässbündel zwischen den auch hier vorhandenen beiden Collenchymsträngen der Ober- und Unterseite: eines zu oberst mit normaler Orientirung, darunter zwei, die sich ihre Holztheile zuwenden und darunter wieder eines mit normaler Orientirung. Die dieser Gruppe benachbarten Gefässbündel kehren ihr den Basttheil zu, den Holztheil schräg nach oben abwendend. Oft sind an dieser Stelle in einem Nerven zwei Bündel über einander vorhanden, von denen dann das obere seinen Holztheil schräg nach unten dem des unteren Bündels zukehrt. Je stärker die Mittelrippe, um so grösser ist die Anzahl der Gefässbündel, sie steigt im Blattstiel auf ca. fünfzig, welche in mehreren concentrischen Halbkreisen stehen, die äussersten regelmässig ihre Holztheile der Mitte zuwendend, die inneren von unregelmässigerer Orientirung, aber mit den Holztheilen nach oben. Unter der Epidermis zieht rings um den ganzen Blattstiel eine collenchymatische Scheide, die mehrere Zelllagen stark ist; unter ihr liegen chlorophyllführende und einzelne mit rothem Zellsaft erfüllte Zellen, welche letzteren die röthliche Farbe des Stiels hervorrufen.

Wir kommen nun zu einer Gruppe amerikanischer Arten, deren Blätter zwar noch entschieden dem netzadrigen Typus angehören, aber langgestreckt und schmal sind, ohne einen deutlichen Absatz des Blattstiels von der Blattfläche zu zeigen. Es sind dies E. nudicaule Lam. (var. α Urb.), E. bupleuroides Hook., E. ebracteatum Lam. und E. foetidum L. In ihrem anatomischen Blattbau sind sie den in der ersten Gruppe geschilderten sehr ähnlich und stimmen auch untereinander ziemlich überein. Bei E. nudicaule finden wir wieder in den Hauptnerven subepidermale Collenchymstränge, zwischen denen ein auf beiden Seiten von Collenchym bekleidetes Gefässbündel

verläuft. Das Grundgewebe des Blattes ist chlorophyllführendes Mesophyll; ein durchgehendes Hypoderma ist auf keiner Seite vorhanden. Hiervon unterscheidet sich E. bupleuroides in seiner Blattspreite durch den Besitz eines aus einer Lage von auffallend grossen Zellen bestehenden Hypoderms auf der Oberseite. Darunter liegen zwei bis drei Zelllagen chlorophyllführendes Pallisadenparenchym; das übrige Gewebe ist ärmer an Chlorophyll. Zwischen den Nerven ist das Gewebe in der Mitte etwas zerstört, so dass das Blatt von schwachen Luftkanälen durchzogen wird. In der Blattscheide fehlt auf der Oberseite das grosszellige Hypoderma und das Chlorophyllgewebe. Dafür sind auf beiden Seiten die der Epidermis nächsten Zelllagen collenchymatisch verdickt. Die Luftkanäle haben hier eine grössere Ausdehnung gewonnen. Ganz mit dem bei der ersten Gruppe beschriebenen Bau stimmt auch das Blatt von E. ebracteatum in seiner oberen breiten Fläche überein, der untere Theil dagegen ist complicirter gebaut. Er wird von grossen Luftkanälen durchzogen, zwischen denen die Gefässbündel verlaufen, auf beiden Seiten ist ein chlorophyllführendes Parenchym von unregelmässigen Zellen vorhanden, welches in den die Luftkanäle trennenden Gewebeplatten von Strängen unterbrochen wird, die, besonders auf der Unterseite von mehr collenchymatischer als sklerenchymatischer Beschaffenheit sind. Die Unterseite besitzt ausserdem ein durchgehendes, nur eine Zelllage starkes collenchymatisches Hypoderma. Zwischen den Collenchymsträngen finden wir hier nicht ein, sondern mehrere Gefässbündel über einander, die theilweise eine ganz eigenthümliche Anordnung ihrer Holz- und Basttheile zeigen, wie sie bei keinem anderen der untersuchten Eryngien sich vorfindet. In der Mittelrippe liegen drei getrennte Bündel übereinander: das unterste hat in der Mitte einen Gefässtheil, über und unter welchem eine Gruppe von Weichbast gelegen ist; bei dem darüber liegenden Bündel bildet der Gefässtheil einen von oben nach unten gehenden Bogen auf dessen beiden Seiten sich wiederum Bastgruppen befinden; das oberste liegt so, wie bei den meisten dieser Blätter, welche zwei Bündel über einander besitzen, nämlich den Holztheil nach unten, den Basttheil nach oben gewendet. In den der Mittelrippe zunächst gelegenen Längsscheidewänden ist das unterste Bündel gleich dem der Mittelrippe, darüber aber liegt eine Gruppe von zwei mit ihren

Basttheilen verschmolzenen Bündeln, die ausserdem noch an ihren freien Seiten je einen Basttheil besitzen, so dass wir drei durch zwei Gefässtheile getrennte übereinanderliegende Bastgruppen, von denen die mittelste die grösste ist, haben. Nach dem Rande zu wird bei den oberen Bündeln die Orientirung regelmässiger, indem der Holztheil einfach nach unten gerichtet ist, doch kommen auch Bündel vor, wo das Holz den Bast in einem Halbkreis umgreift. In dem schmalen Rande ist nur ein Bündel in einer Gewebeplatte vorhanden. Mechanisch wirksame Scheiden besitzen die Bündel sehr selten und auch dann nur schwach ausgebildet. Harzgänge verlaufen zwischen den Bündeln und unter den unteren, während über den oberen keine vorhanden sind.

Hieran schliesst sich dann das Blatt von E. foetidum, welches in seiner sehr starken Mittelrippe auch zwei Gefässbündel übereinander enthält, die sich ihre Holztheile zuwenden. Die diesem Paare benachbarten Bündel neigen sich mit ihren Holztheilen etwas der Mitte zu. Eine collenchymatische Scheide fehlt ihnen, aber über und unter ihnen verlaufen der Epidermis anliegende starke Collenchymstränge. Die seitlichen flachen Theile des Blattes sind wie bei E. nudicaule gebaut.

Wir können dann weiter in eine dritte Gruppe zusammenfassen E. Sanguisorba Cham., E. elegans Cham. (var. genuinum), E. ciliatum Cham. und E. platyphyllum Dcne. Ihre Blattnervatur ist wenigstens in der Mitte eine ziemlich parallele, am wenigsten bei E. ciliatum, dessen Blätter auch nicht so langgestreckt sind wie die der übrigen Arten. Die Blattscheide geht allmählich in die Spreite über; von einem Blattstiele ist hier nicht mehr die Rede. Der Blattrand ist mit starken etwas nach rückwärts gerichteten Zähnen besetzt, nur bei E. Sanguisorba ist er mit dünnen feinen Stacheln versehen. Was die anatomische Beschaffenheit betrifft, so sind bei dieser Gruppe wie bei den folgenden die mechanisch wirksamen Elemente meist nicht collenchymatischer, sondern sklerenchymatischer Natur. In ihrem Bau sind die drei erstgenannten Arten im wesentlichen übereinstimmend: In jedem Nerven verläuft nur ein Gefässbündel, das auf beiden Seiten eine sklerenchymatische Scheide hat. Diese ist bei E. Sanguisorba stärker auf der Holzseite, bei E. elegans und E. ciliatum dagegen stärker auf der Bastseite. Mit den

Gefässbündeln correspondiren äussere Sklerenchymstränge auf beiden Seiten. Diese sind, im Querschnitte gesehen, bei E. elegans und ciliatum auf der Oberseite sehr schmal, reichen aber über stärkeren Gefässbündeln fast bis an dieselben heran; über schwächeren Bündeln sind sie niedriger und auf der Unterseite sind alle gleich niedrig. Ihre Anzahl ist nicht auf jeder Seite gleich der der Bündel, sondern eine beträchtlich grössere. Bei E. Sanguisorba sind auch auf der Unterseite die Sklerenchymstränge unter den stärkeren Gefässbündeln bedeutend grösser als die übrigen, auf jeder Seite aber treten nur so viel Stränge auf als Bündel vorhanden sind. Pallisadenparenchym befindet sich bei diesen Blättern nur auf der Oberseite, aber so viel sich an dem getrockneten Material erkennen liess, ist das ganze Grundgewebe chlorophyllhaltig und in der Mitte etwas zerrissen. E. platyphyllum zeichnet sich dadurch aus, dass in den stärkeren Blattrippen zwei Bündel über einander verlaufen, von denen das obere seinen Holztheil nach unten wendet, also verkehrt liegt. Das untere ist durch einen Sklerenchymbeleg auf jeder Seite gestützt. Ueber den Gefässbündeln liegen schmale, aber weit in das Grundgewebe hineinragende Sklerenchymstränge, während die unter den Bündeln breit und flach sind. In schwächeren Nerven verläuft nur ein Gefässbündel, dem nur auf der Oberseite ein äusserer Sklerenchymstrang entspricht. Auf dieser Seite ist auch allein das chlorophyllführende Pallisadenparenchym ausgebildet. In der Scheide fehlt das Chlorophyll; die äusseren Sklerenchymstränge sind durch Collenchym ersetzt, das auf der Unterseite ein zusammenhängendes Hypoderma bildet.

Eine besondere (vierte) Gruppe bilden die amerikanischen Eryngien mit ganz schmalen binsenähnlichen Blättern, von denen untersucht wurden E. scirpinum Cham., E. eriophorum Cham., E. junceum Cham. und E. pristis. Cham. Obgleich sich in ihnen ein gemeinsamer Typus ausspricht, weichen sie doch in Einzelnheiten zu weit ab, um nicht gesondert besprochen werden zu müssen. Bei E. scirpinum (s. Taf. XXIII, Fig. 11) sind in der Blattfläche acht Bündel vorhanden, von denen in der Mitte dreimal je zwei über einanderliegen, während am Rande nur je ein Bündel verläuft. Alle Bündel sind normal orientirt, wenden also nach oben die Holztheile, die von einer sklerenchymatischen Scheide gestützt werden, während

auf der Bastseite eine solche fehlt. Um das ganze Blatt zieht sich unter der Epidermis ein sklerenchymatisches Gewebe, das über und unter den Gefässbündeln sehr stark ist, dazwischen aber schmal wird; nur über dem mittleren Bündel auf der Oberseite ist es nicht verstärkt, sondern verschmälert. Ueber die Beschaffenheit des Parenchyms liess sich an dem getrockneten Material nichts Deutliches mehr erkennen, wahrscheinlich ist es zwischen den Sklerenchymsträngen chlorophyllführend und in der Mitte zerrissen. Die sehr verbreiterte Blattscheide hat eine grössere Anzahl von Gefässbündeln, welche auch theilweise eine eigenthümliche Stellung einnehmen. In der Mitte liegen drei Gefässbündel übereinander, unten ein grosses, normal orientirtes, das auf der Bastseite eine mässig starke, auf der Holzseite eine sehr starke Sklerenchymscheide besitzt. Ueber ihm, nur durch wenige Zelllagen des Grundgewebes davon getrennt, liegt dann ein kleineres ähnliches Gefässbündel, mit beiderseitiger Sklerenchymscheide und an dieses grenzt das kleinste dritte, bei dem die wenigen Holzgefässe seitlich nach unten liegen und keine Sklerenchymscheiden vorhanden sind. Neben dieser mittelsten Gruppe liegen dann auf jeder Seite wiederum zwei Bündel übereinander; das untere gleicht dem untersten in der Mitte, das obere aber liegt quer, den Gefässtheil nach der Mitte wendend, und in dieser Richtung sind auch die Sklerenchymbelege orientirt. Auf diese folgen nach aussen nochmals zwei Bündel übereinander, das untere normal, das obere verkehrt, mit den wenigen Holzgefässen nach unten gerichtet; es besitzt auf jeder Seite nur wenige sklerenchymatische Stützzellen Am Rande liegen noch zwei einzelne Bündel nebeneinander. Der äussere sklerenchymatische Beleg unter der Epidermis ist hier überall gleichmässig stark. E. eriphorum und E. junceum sind sehr ähnlich gebaut. Ausser am Rande liegen immer zwei Gefässbündel über einander, denen sehr starke der Epidermis anliegende Sklerenchymstränge entsprechen. Auf beiden Seiten ist ein sklerotisches Hypoderma und chlorophyllführendes Pallisadenparenchym vorhanden, das Parenchym in der Mitte ist farblos und theilweise zerstört. Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten. Auf der Oberseite ragen einzelne Zellen der Epidermis stark hervor, wie sich dies oft bei Gräsern findet. Jedenfalls ist es bemerkenswerth, dass mit der äusseren Aehnlichkeit dieser Blätter mit Gras-

blättern auch diese anatomische Aehnlichkeit der Epidermis verbunden ist. Bei E. eriophorum (var. vegetius) hat das untere grosse Gefässbündel keinen Sklerenchymbeleg, das obere einen solchen nur auf der Bastseite, und während das untere normal orientirt ist, liegt das obere schief, der Holztheil bald mehr nach oben, bald mehr nach unten, bald nach rechts und bald nach links: eine bestimmte Regelmässigkeit ist nicht zu erkennen. Auf der Unterseite liegen nur unter den Gefässbündeln an der Epidermis Sklerenchymstränge, auf der Oberseite auch zwischen diesen noch kleinere. Letztere fehlen dem gewöhnlichen E. eriophorum, welches sonst denselben Bau wie das eben beschriebene zeigt. Bei E. junceum (var. juncifolium) sind beide Gefässbündel normal orientirt, nur das untere hat einen starken Sklerenchymbeleg und zwar auf seiner Holzseite. Auf der Unterseite sind zwischen den den Bündeln entsprechenden Sklerenchymsträngen noch einzelne, aber viel kleinere vorhanden, auf der Oberseite ist dies nicht der Fall. Die Scheide weicht von der Spreite in ganz analoger Weise ab wie bei E. scirpinum, doch sind hier höchstens zwei Gefässbündel über einander gelegen.

Bei E. pristis (s. Taf. XXIII, Fig. 10) zeigen die Querschnitte von Blattspreite, -Stiel und -Scheide nicht unbedeutende Unterschiede. In der Blattspreite sind fünf Bündel neben einander vorhanden, die auf der normal nach oben gerichteten Holzseite einen stärkeren, auf der Bastseite einen schwächeren Sklerenchymbeleg besitzen. Unter der Epidermis zieht sich ein sklerotisches Hypoderma hin, das sich an den flach abgeschnittenen Rändern verbreitert, und nur da, wo Spaltöffnungen auftreten, unterbrochen wird. Ueber und unter den Gefässbündeln liegen starke Sklerenchymstränge; auffallender Weise fehlen sie jedoch unter den äussersten Bündeln. Im Blattstiel verlaufen fünf Gruppen von zwei übereinander liegenden Gefässbündeln, die sich also bei Beginn der Spreite wohl vereinigen werden. Das obere ist bedeutend kleiner als das untere und es fehlt ihm eine sklerenchymatische Scheide, während dieselbe bei dem unteren sehr stark entwickelt ist. Ausser dem sklerotischen Hypoderma, das um den ganzen Blattstiel zieht, ist noch ein Gewebe aus grossen farblosen Zellen mit verdickten Wänden vorhanden; dann folgt erst das eigentliche Parenchym mit Chlorophyll. Die Blattscheide, welche am breitesten ist, unterscheidet

sich dadurch, dass nur über den drei mittelsten Bündeln ein kleineres gelegen ist; auf jeder Seite liegen noch drei einfache, welche nach dem Rande zu rasch an Grösse abnehmen. Auch die kleineren oberen Bündel haben hier eine Sklerenchymscheide auf der Holzseite, bei den unteren Bündeln aber ist diese Scheide kolossal stark ausgebildet.

Die letzte Gruppe von Eryngien, deren Blätter ich jetzt ihrem anatomischen Bau nach beschreiben will, weicht am meisten vom Typus der Dikotyledonen ab. Die Blätter sind lineal und ganz parallelnervig und bestehen nur aus Spreite und Scheide. Während letztere ganzrandig ist, ist erstere am Rande mit mehr oder weniger starken Zähnen besetzt (s. Taf. XXII, Fig. 2 u. 3). Diese Eryngien sind es besonders, auf welche sich die Arbeit Decaisne's bezieht und welche in der vorliegenden genauer anatomisch untersucht werden sollen. Im anatomischen Bau haben die Blätter folgendes Gemeinsame: Alle werden der Länge nach parallel der Nervatur von Luftgängen durchsetzt, die in gewissen Zwischenräumen von Diaphragmen unterbrochen werden. In den die Luftgänge trennenden Längsscheidewänden verläuft mindestens ein Gefässbündel, in der Regel aber sind zwei vorhanden, von denen das untere das grössere ist und das obere in Bezug auf Holz und Bast verkehrt liegt, also dem unteren seinen Holztheil zuwendet. Es kommen aber auch mehr als zwei Bündel übereinander vor, deren Lage dann bei den betreffenden Arten beschrieben werden soll. Ober- und Unterseite des Blattes sind, wenigstens in der Spreite ziemlich gleich ausgebildet, abgesehen davon, dass das sklerotische Hypoderma oft auf die Unterseite beschränkt ist, während es sonst auf beiden Seiten auftritt. Unter der Epidermis, beziehungsweise dem Hypoderma wechseln breite Streifen von Chlorophyll führendem Pallisadenparenchym mit schmäleren Sklerenchymsträngen ab. Letztere finden sich immer an der Stelle, wo eine Längsscheidewand vorhanden ist; wenn noch andere über oder unter den Luftgängen liegen, so sind diese meist kleiner als jene regelmässig auftretenden. In der Scheide sind die abwechselnden Streifen von Pallisadenparenchym und Sklerenchym entweder nur auf der Unterseite vorhanden, so bei den an der Inflorescenzaxe stehenden Blättern, oder sie fehlen, wie bei den grundständigen Blättern gänzlich. Während nämlich in Folge

davon, dass letztere sich mit ihren Scheiden gegenseitig halten und decken, die Scheide einerseits keiner mechanisch wirksamen Elemente bedarf, andererseits nicht für die Assimilation zugänglich ist, muss bei den am Blüthenschafte stehenden Blättern die demselben nur mit der Oberseite anliegende Scheide sowohl sich selbst stützen als auch mit der Unterseite der Assimilation dienen. Die mittlere Schicht des Blattes besteht aus farblosem parenchymatischem Gewebe. In demselben verlaufen die Harzgänge und zwar immer über und unter jedem Gefässbündel, sowie auch vor den meisten Sklerenchymsträngen.

Von den acht untersuchten Arten (E. aquaticum L., E. stenophyllum Urb., E. Lasseauxi Dcne., E. paniculatum Cav., E. eburneum Dcne., E. Chamissonis Urb., E. Decaisneanum Urb. und E. floribundum var. serroides Urb.) konnte ich bei vieren das Material in frischem Zustande aus dem Heidelberger botanischen Garten erhalten, nämlich von E. aquaticum, E. Lasseauxi, E. paniculatum und E. Decaisneanum; die anderen untersuchte ich an dem Material, welches Herr Dr. Urban so gütig war, mir aus dem Berliner Herbar zu schicken. Ich will die einzelnen Species in solcher Reihenfolge beschreiben, dass ihr anatomischer Blattbau sich durch die Zahl und Anordnung der Gefässbündel, Sklerenchymstränge etc., je weiter wir vorschreiten, um so mehr complicirt.

Bei E. aquaticum (s. Taf. XXIII, Fig. 6) haben die Luftgänge eine unregelmässige, im Querschnitt bogige Begrenzung und sind rings von farblosem Parenchym umgeben. Die oberhalb und unterhalb der Längsscheidewände liegenden Sklerenchymstränge sind viel stärker als die zwischen diesen gelegenen und unterbrechen das Pallisadenparenchym vollständig, während jene nach innen von demselben überzogen werden. Auf der Oberseite erscheinen die ersterwähnten Sklerenchymstränge bisweilen in zwei zerfallen, von denen der eine der Epidermis anliegt und innen von grünem Gewebe umgeben wird, während der andere im farblosen Parenchym liegt, also an der Stelle, wo wir bei den folgenden Blättern das zweite Gefässbündel auftreten sehen werden. Hier aber verläuft in jeder Längsscheidewand nur ein Gefässbündel, das in normaler Weise seinen Holztheil nach oben, seinen Basttheil nach unten wendet und auf beiden Theilen einen starken sklerenchymatischen Beleg besitzt.

Ueber und unter jedem Bündel verläuft ein Harzgang. Die Unterseite zeichnet sich vor der oberen durch den Besitz eines sklerotischen Hypodermas aus. Blattspreite und -Scheide zeigen die oben angegebenen Unterschiede, insofern, als bei letzterer Pallisadenparenchym und Sklerenchym auf der Oberseite ganz fehlt, auf der Unterseite nur schwach entwickelt ist; ausserdem ist die unter der Epidermis der Oberseite liegende Zellschicht collenchymatisch verdickt.

An E. aquaticum schliesst sich in seinem Blattbau zunächst E. stenophyllum an, da hier in den meisten Längsscheidewänden auch nur ein Gefässbündel liegt; nur in den beiden mittelsten sind deren zwei übereinander vorhanden, von denen das obere aber bedeutend kleiner und verkehrt orientirt ist. Das untere hat eine starke Sklerenchymscheide; starke äussere Sklerenchymstränge verlaufen über und unter den Bündeln, fehlen aber in dem den Luftgang überspannenden Gewebe, das auf beiden Seiten von chlorophyllführendem Pallisadenparenchym und wenigen Lagen farbloser Parenchymzellen gebildet wird. Auf beiden Seiten ist ferner ein sklerotisches kleinzelliges Hypoderma vorhanden und finden sich Spaltöffnungen. In der Scheide sind nirgends zwei Bündel über einander gelegen; es fehlen auch das chlorophyllführende Pallisadenparenchym und die äusseren Sklerenchymbündel, höchstens sind sie schwach auf der Unterseite entwickelt. Das Hypoderma findet sich auch hier auf beiden Seiten. Die Epidermis besitzt dieselben eigenthümlichen Trichombildungen, welche bei E. junceum und E. eriophorum erwähnt wurden, sie sind hier aber nicht auf die Oberseite beschränkt wie bei jenen, sondern auch die Unterseite ist damit versehen. Letztere allein besitzt Spaltöffnungen. Die Luftkanäle sind noch eng und wenig ausgebildet.

Bei E. Lasseauxi sind die Luftkanäle regelmässiger, im Querschnitt rechteckig entwickelt. Die Sklerenchymbündel sind alle von ziemlich gleicher Stärke und unterbrechen sämmtlich das Pallisadenparenchym vollständig. In den Längsscheidewänden, mit Ausnahme der äussersten oder der zwei äussersten am Rande, verlaufen statt eines zwei Gefässbündel, ein unteres normal gelegenes grosses und ein oberes kleines, das dem unteren seinen Holztheil zuwendet, also gegen die normale Weise orientirt ist. Während demnach das

grössere Bündel dem bei E. aquaticum allein vorhandenen entspricht, ist das kleinere seiner Lage nach dem dort stellenweise auftretenden freien Sklerenchymstrange analog. Die Harzgänge sind so vertheilt, dass in jeder Längsscheidewand drei verlaufen, welche durch die beiden Gefässbündel geschieden werden, und dass vor jedem Sklerenchymstrang oberhalb und unterhalb des Luftkanals ein Harzgang gelegen ist. Die Scheide besitzt weder auf der Oberseite noch auf der Unterseite Sklerenchymbündel und Pallisadenparenchym und ist chlorophyllfrei. Hier und da treten zwischen den vollständigen Längsscheidewänden auf der Unterseite halbe Scheidewände mit dem Reste des grösseren Gefässbündels auf, welche in einem Diaphragma endigen. Sonst ist der Verlauf der Gefässbündel derselbe wie in der Blattfläche. — Solche Blätter, welche eine bedeutende Grösse und Dicke erreicht haben, zeichnen sich durch eine grössere Anzahl von Gefässbündeln aus. Z. B. enthält ein Blatt bei einer Breite von 6 cm und einer Dicke von $2^1/_2$ mm in den meisten Längsscheidewänden drei über einander liegende Bündel, von denen das mittlere bedeutend kleiner als die beiden anderen ist, und während diese ihre Holztheile wie gewöhnlich gegen einander richten, in Bezug auf die Grenze zwischen Holz und Bast schief zu der Ebene der Längsscheidewand liegt. Ausserdem ist in der Battfläche auf der Oberseite, in der Blattscheide auf der Unterseite zwischen Luftgang und Pallisadenparenchym ein Gefässbündel vorhanden, das seiner Grösse nach zwischen dem oberen und mittleren in der Längsscheidewand steht und dem Luftgang seinen Holztheil zuwendet. Uebrigens hat mit der Stärke des Blattes die Grösse der Zellen so zugenommen, dass die der parenchymatischen Mittelschicht sich ohne Schwierigkeit an dünnen Schnitten mit blossem Auge erkennen lassen.

Bei einem anderen Exemplar dieser Species im Heidelberger Garten wurde der Blattbau von dem eben beschriebenen etwas abweichend gefunden. Die Unterschiede liegen nur darin, dass auf der Unterseite gerade an den Stellen, wo sich die Längsscheidewände befinden, die chlorophyllführende Schicht meist nicht von dem Sklerenchym unterbrochen ist und das Blatt somit eine Ausnahme von der allgemeinen Regel macht, dass hier die stärkeren das Parenchym ganz durchsetzenden Sklerenchymbündel liegen. In

der Scheide sind die Verhältnisse denen bei der anderen Varietät analog, es ist aber auf der Unterseite ein collenchymatisches Hypoderma von zwei Zelllagen entwickelt. Bei stärkeren Blattscheiden sind die Gefässbündel von einer ganzen Anzahl von Oelgängen umgeben, so z. B. zwölf derselben rings um eines der grösseren unteren Bündel vertheilt. Auch Verdoppelungen der Gefässbündel scheinen vorzukommen, wenigstens wurden an einer Stelle anstatt des einen oberen Bündels zwei nahe bei einander liegende, mit ihren Holztheilen etwas convergirende Bündel beobachtet.

Das Blatt von E. paniculatum aus dem Heidelberger Garten und das, welches ich aus dem Berliner Herbar (von Sellow in Brasilien gesammelt) erhielt, zeigten einen ziemlich verschiedenen anatomischen Bau. Im Blatt des ersten (s. Taf. XXIII, Fig. 7) hat der Luftgang eine noch grössere Ausdehnung gewonnen als bei E. Lasseauxi und reicht auf beiden Seiten bis an das Chlorophyll führende Gewebe, welches auf der Unterseite nicht durch eigentliches Pallisadenparenchym, sondern etwas unregelmässiger gestaltete Zellen gebildet wird. Ober- und Unterseite stimmen zwar darin überein, dass beide ein sklerotisches Hypoderma besitzen, differiren aber in der Anordnung der Sklerenchymstränge. Auf der Oberseite sind nämlich nur die den Längsscheidewänden entsprechenden Stränge vorhanden, welche das Pallisadenparenchym vollständig durchsetzen, während auf der Unterseite ausser diesen noch kleinere, unterhalb der Luftgänge gelegene und vom Chlorophyll führenden Gewebe überzogene Stränge sich vorfinden. Oelgänge treten nur in den Längsscheidewänden auf, und zwar wie gewöhnlich drei, von denen die beiden oberen dicht über und unter dem kleinen Bündel verlaufen. Die Scheide der grundständigen Blätter ist etwas von der der Stengelblätter verschieden, entsprechend den schon oben angedeuteten Verhältnissen. Wir finden bei ersteren auf der Oberseite nur das sklerotische Hypoderma und auf der Unterseite die ersten 3—4 Zelllagen unter der Epidermis collenchymatisch verdickt, Sklerenchym und Pallisadenparenchym fehlen auf beiden Seiten. Bei letzteren Blattscheiden ist die Oberseite wie bei ersteren ausgebildet, aber auf der Unterseite ist das Sklerenchym stark entwickelt und auch Chlorophyll führendes Gewebe vorhanden, wenn auch dieses schwächer als in der Spreite ist. Immer aber tritt in der Scheide

in einer Längsscheidewand nur ein Gefässbündel auf: es vereinigt sich nämlich das kleinere von oben kommende Bündel in einem Diaphragma mit der Anastomose der benachbarten grossen Bündel, und zwar geschieht dies bei den grundständigen Blättern erst in einem tieferen Theil der Scheide, bei den Stengelblättern da, wo die Spreite in die Scheide übergeht. Der Luftgang ist in der Scheide weniger weit als in der eigentlichen Blattfläche.

Das Blatt des Berliner E. paniculatum unterscheidet sich besonders dadurch, dass nur selten zwei Gefässbündel über einander vorkommen und dass keine regelmässig begrenzten Luftkanäle vorhanden sind. Das Grundgewebe bildet, soweit sich dies an dem getrockneten Material erkennen liess, nur auf der Oberseite ein Pallisadenparenchym, das übrige besteht aus unregelmässigen, in der Mitte vertrockneten und zerstörten Zellen. Auf der Oberseite wird das Parenchym durch schmale Sklerenchymstreifen unterbrochen, die aber bis fast zu den Gefässbündeln reichen und nur über solchen vorhanden sind. Auf der Unterseite sind die Sklerenchymstränge niedriger, aber breiter; häufig fehlen sie hier auch unter den Gefässbündeln. Um die Sklerenchymstränge und das Bündel in ihrer Mitte zieht sich ein Beleg von grossen Zellen mit verdickten Wänden. Die Gefässbündel selbst haben auf beiden Seiten noch eine sklerenchymatische Scheide und werden oberhalb und unterhalb von je einem Oelgang begleitet. Wo noch ein zweites oberes Bündel vorhanden ist, ist dieses nur sehr klein. In der Scheide ist immer nur ein Bündel vorhanden, das aber stärker ist als in der Spreite und auch von einer kräftigeren Sklerenchymscheide umgeben wird. Dafür fehlen alle äusseren Sklerenchymstränge und nur die Oberseite ist durch eine mehrschichtige Lage von grossen festen Zellen gestützt, unter denen erst das eigentliche Parenchym beginnt. Ein kleinzelliges sklerotisches Hypoderma ist auf beiden Seiten, sowohl in der Scheide als auch in der Spreite wie bei der ersten Varietät ausgebildet.

Sehr regelmässig gebaut ist das Blatt von E. eburneum. Schmale Gewebeplatten, in denen zwei Gefässbündel und drei Harzgänge in der bei diesen Blättern gewöhnlichen Weise verlaufen, trennen grosse ziemlich regelmässig begrenzte Luftkanäle. Unter der Epidermis liegt auf beiden Seiten zunächst eine Lage kleiner

sklerotischer Zellen, dann eine Lage grösserer weniger stark verdickter Zellen, auf welche auf der Oberseite zwei bis drei Lagen chlorophyllführenden Pallisadengewebes und ebensoviele farblosen Parenchyms folgen, während auf der Unterseite nur noch einige Lagen chlorophyllhaltiger unregelmässiger Parenchymzellen geblieben sind, bis zu welchen der Luftgang sich ausgedehnt hat. Ober- und unterhalb der Gefässbündel ist das Chlorophyllgewebe durch eine kleine Gruppe etwas verdickter farbloser Zellen unterbrochen. Der obere Theil der Scheide ist ebenso gebaut, der untere stand mir nicht zur Verfügung.

Ziemlich ähnlich dem letztbesprochenen ist E. Chamissonis. Da das Blatt bedeutend stärker ist, besitzt es auch eine grössere mechanische Festigkeit. Diese spricht sich aus in den stärkeren Sklerenchymscheiden der Bündel, ferner in dem Vorhandensein eines kleinen, wenige Zellen starken Sklerenchymbündels zwischen den beiden Gefässbündeln, und in dem Auftreten von äusseren Sklerenchymsträngen. Die stärksten davon liegen unterhalb der grossen Gefässbündel, zwischen ihnen befinden sich kleinere; auf der Oberseite sind sie alle ziemlich gleich, 3—4 Zelllagen stark, so dass sie gerade das Pallisadenparenchym unterbrechen. Auch auf der Unterseite ist chlorophyllführendes Gewebe vorhanden, aber zwischen diesem und dem Luftkanal liegen noch einige Lagen farbloser Parenchymzellen. Ein sklerotisches kleinzelliges Hypoderma findet sich auch hier auf beiden Seiten. Mit der Blattscheide verhält es sich hier wie bei E. eburneum.

Das Blatt von E. Decaisneanum (s. Taf. XXIII, Fig. 8) hat in in der Vertheilung seiner Gewebeformen Aehnlichkeit einerseits mit E. Chamissonis, anderseits mit E. Lasseauxi, ist aber ausgezeichnet durch das Auftreten eines kleinen Bündels oberhalb des Luftganges. Zwischen den beiden übereinanderliegenden Bündeln finden wir in der mittelsten Längsscheidewand des Blattes ein drittes, welches in Bezug auf Holz und Bast quer zu den andern liegt, also wie in starken Wurzelblättern von E. Lasseauxi, dazu tritt noch ein kleiner drei bis vier Zelllagen starker Sklerenchymstrang zwischen dem mittleren und oberen Bündel; in den anderen Gewebeplatten ist nur dieser zwischen den zwei Bündeln vorhanden, wie bei E. Chamissonis. Die kleineren obenerwähnten Bündel über den Luftkanälen besitzen

neben Weichbast nur wenige Gefässe, welche meistens nicht, wie wir es sonst bei den auf der Oberseite gelegenen Bündeln finden, nach unten, sondern in normaler Weise nach oben gerichtet sind. Nur das in der Mitte der Blattbreite gelegene ist grösser und kehrt seinen Holztheil nach unten dem Luftgang zu, in den es mit dem umgebenden Parenchym tiefer hineinragt, als die anderen kleinen. Diese kleinen Bündel sind die Reste von halben Längsscheidewänden, welche zwischen den ganzen auftreten. Am Grunde des Blattes befinden sich die halben Scheidewände mit dem Gefässbündel auf der Unterseite; sie werden nach der Spreite zu immer niedriger und enden am Beginn derselben in einem Diaphragma. In der Spreite liegen sie auf der Oberseite, zuerst weit in den Luftgang hineinragend, wobei das Gefässbündel seinen Holztheil nach unten kehrt, nach der Spitze zu werden sie niedriger und es treten die oben beschriebenen Verhältnisse ein. Die grössere Anzahl von Gefässbündeln, die wir bei E. Lasseauxi nur in ganz starken Wurzelblättern fanden, tritt hier regelmässig auf, sowohl bei den grundständigen als auch bei den an der Infloresenzaxe stehenden Blättern. Was die Vertheilung der übrigen Gewebe betrifft, so ist ein sklerotisches Hypoderma nur auf der Unterseite vorhanden. Auf dieser sind die unter den Gefässbündeln liegenden Sklerenchymstränge viel grösser als die dazwischen liegenden, welche theils das Pallisadenparenchym ganz unterbrechen, theils nur in dasselbe hineinragen. Auf der Oberseite sind alle Sklerenchymstränge fast gleich stark und durchsetzen das Pallisadenparenchym. Vor jedem Strang — auf beiden Blattseiten — liegt ein Harzgang in dem den Luftgang begrenzenden farblosen Parenchym. In den Längsscheidewänden steigt die Anzahl der Harzgänge auf vier bis sechs, da sie zwischen den Gefässbündeln und Sklerenchymsträngen verlaufen und unter dem untersten Bündel zwei bis drei vorhanden sind. Auch unter dem kleinen Bündel, das über dem Luftgang liegt, befindet sich ein Oelgang. — Scheide und Spreite unterscheiden sich ausser dem oben schon angeführten wie es der allgemeinen Regel nach zu erwarten ist.

Am auffallendsten ist der Blattbau, dessen Einzelnheiten allerdings an dem stark zusammengetrockneten Herbarexemplar nicht mehr genau zu erkennen waren, bei E. floribundum (s. Taf. XXIII, Fig. 9). Obgleich das Blatt nicht stärker ist, als das von E. Cha-

missonis enthält es in einer Längsscheidewand nicht weniger als fünf Gefässbündel übereinander, von denen nur das unterste normal orientirt ist, also seinen Holztheil nach oben wendet, während die vier anderen eine gerade entgegengesetzte Richtung einnehmen. Die drei mittleren liegen nahe bei einander, über und unter ihnen ist ein Stück rein parenchymatischen Gewebes bis zum nächsten Gefässbündel vorhanden. Jedes Bündel hat auf Holz- und Bastseite einen sklerenchymatischen Beleg. Ausser diesen treten auf der Unterseite des Blattes noch drei Bündel, zwischen denen in den Längsscheidewänden, unterhalb des Luftganges auf. diese sind aber viel kleiner als die anderen und liegen normal. Das Sklerenchym ist so vertheilt, dass auf der Oberseite eine mehrere Zelllagen starke, an wenigen Stellen unterbrochene und oberhalb der Gefässbündel noch besonders verstärkte Schicht vorhanden ist. Auf der Unterseite befinden sich einzelne schmale bis an die Gefässbündel reichende Platten, abwechselnd mit ganz niedrigen wenige Zellen starken Sklerenchymsträngen. Zwischen diesen Platten liegt das chlorophyllhaltige Gewebe, während es sich auf der Oberseite unter der Sklerenchymschicht hinzieht. Auf der Unterseite fehlt das Hypoderma. Der untersuchte Theil der Scheide ist ebenso gebaut, nur mit der Vereinfachung, dass statt der mittleren drei Bündel nur drei in einer Längsscheidewand vorhanden sind. — Ein Querschnitt durch einen starken Blattzahn zeigte acht neben einander liegende Bündel, die, soweit zu erkennen war, in der Mitte Holz und auf beiden Seiten Bast besitzen, also wahrscheinlich aus zweien verschmolzen sind. In der Mitte des Zahnes liegen die beiden Bündel noch unverschmolzen, mit den Holztheilen einander zugewendet. Mit den Bündeln correspondiren äussere Sklerenchymstränge. Während auf der Oberseite auch zwischen diesen über den Bündeln liegenden sich noch kleinere Stränge finden, ist dies auf der Unterseite nicht der Fall. Ein sklerotisches Hypoderma ist auf keiner Seite vorhanden, Das Grundgewebe ist auf beiden Seiten ziemlich gleich entwickelt. Eine detailirtere Angabe aller dieser Verhältnisse welche gerade bei diesem eigenthümlichen Blatte erwünscht wäre, wird sich wohl nur durch frisches Material gewinnen lassen, das mir leider nicht zur Verfügung stand.

Ich wende mich nnn zu der speciellen Anatomie der Gewebe-

formen des Blattes, welche bei E. Lasseauxi näher untersucht wurden (s. Taf. XXIII, Fig. 1).

Die Epidermis (s. Taf. XXIII, Fig. 2) ist bei den in der letzten Gruppe genannten Arten von ziemlich gleicher Beschaffenheit; sie weicht dadurch von dem bei Dikotyledonen gewöhnlichen Bau ab, dass ihre Zellen in Längsreihen geordnet sind, wie wir dies in der Blattscheide europäischer Eryngien, z. B. E. amethystinum, ebenfalls finden. Entsprechend der ziemlich aufrechten Stellung der Blätter ist ein Unterschied zwischen Ober- und Unterseite nicht wahrzunehmen. Die Zellreihen bilden mit einander abwechselnde Längsstreifen, da die über den Sklerenchymbündeln liegenden Zellen anders beschaffen sind, als die über dem Pallisadenparenchym. Erstere nämlich sind sehr schmal und in die Länge gezogen, liegen genau in Reihen hintereinander und führen keine Spaltöffnungen; letztere sind ungefähr ebenso lang oder nur wenig länger als breit, ihre Reihenanordnung ist aber im ausgebildeten Zustande nicht immer deutlich erkennbar, sondern durch die zahlreichen Spaltöffnungen, welche sie enthalten, einigermassen gestört. Die Spaltöffnungen sind auf beiden Seiten des Blattes gleichmässig vertheilt; bei allen ist der Porus parallel der Blattnervatur gerichtet. Die Schliesszellen sind halbmondförmig (von oben gesehen) und seitlich von zwei Nebenzellen begrenzt. An diese setzen sich die darunter liegenden Zellen entweder des Pallisadenparenchyms oder des sklerotischen Hypodermas an, so dass die Schliesszellen frei in die Athemhöhle hineinragen. Ihre Form ist aus Taf. XXIII, Fig. 3 zu erkennen.

Das Hypoderma beeinträchtigt nicht das Vorhandensein von Spaltöffnungen, da unter ihnen seine Zellen zur Bildung der Athemhöhle auseinanderweichen. Bei E. Lasseauxi besteht es aus kleinen isodiametrischen sklerotisch verdickten Zellen, welche den chlorophyllhaltigen Zellen knopfartig aufsitzen. Doch können seine Zellen auch anders gestaltet sein; denn z. B. ist es von collenchymatischer Beschaffenheit in der Blattscheide von E. aquaticum, aus Sklerenchymfasern wird es gebildet auf der Oberseite des Blattes von E. paniculatum.

In dem parenchymatischen Gewebe haben wir zu unterscheiden das chlorophyllführende Pallisadenparenchym und die farb-

lose Mittelschicht. Die Zellen des ersteren sind zwar alle in der Richtung senkrecht zur Oberfläche des Blattes in die Länge gestreckt, sonst aber von unregelmässiger Form. Sie schliessen nämlich nicht alle lückenlos an einander, sondern lassen häufig kleine Intercellularen zwischen sich, indem ihre Wände aus- oder eingebogen sind. Die unter einer Athemhöhle liegenden Zellen hängen oft nur durch zwei seitliche einander zugewandte Aeste zusammen, so dass sie gemeinsam die Form eines H darstellen. Ihr grösster Durchmesser beträgt nur etwa 0,02 mm. Sie sind also beträchtlich kleiner als die Zellen des farblosen mittleren Parenchyms, welche etwa 0,1 mm lang sind. Diese sind aber in der Längsrichtung des Blattes ausgedehnt und dabei zwei- bis sechsmal länger als breit. Im Querschnitt sind sie rundlich oder polygonal und weichen in den Ecken, wo sie zusammenstossen, etwas auseinander; nach der Mitte nehmen sie an Grösse zu. Ihre schwach verdickten Wände besitzen unregelmässig gestellte Tüpfel.

In diesem Parenchym entstehen an den oben bezeichneten Stellen auf schizogenem Wege die Harzgänge. Die das cylindrische Lumen derselben umgebenden, secernirenden Zellen sind kleiner als die anderen Parenchymzellen und in radialer Richtung des Ganges zusammengedrückt. Das Sekret[1]) scheint ein Gummiharz mit zahlreichen eingelagerten Oeltropfen zu sein. Durch Alkannatinktur wird es nicht roth, sondern gelblich gefärbt, in heissem Alkohol ist es unlöslich und wird selbst von Kalilauge nicht verändert.

Zu den parenchymatischen Zellen gehören auch diejenigen, welche die Diaphragmen in den grossen Luftgängen bilden. Sie sind kurz, von sehr unregelmässiger Begrenzung und bilden ein an Intercellularen reiches lacunöses Gewebe. Dieses ist angefüllt mit grossen Krystalldrusen von oxalsaurem Kalk, welche sich überhaupt in allen Theilen der in Rede stehenden Pflanzen finden, ganz besonders aber in der Umgebung lufterfüllter Räume, wie oben in den

---

1) Nach van Tieghem ist das Secret der Harzgänge der Umbelliferen: „divers principes immédiats hydrocarbonés, dans lesquels l'oxygène ou manque complétement, ou se trouve en proportion plus ou moins faible: des huiles essentiels, des résines, des gommes etc.“ (Sur les canaux sécréteurs des plantes. Annales des sciences naturelles. 5. Serie. Botan. 16.)

Diaphragmen. So treten sie ferner in grosser Menge in den den Luftgang umgebenden Parenchymzellen des Blattes von E. paniculatum auf, während sie bei E. Lasseauxi besonders in dem chlorophyllführenden Gewebe, das ja auch viele Intercellularen enthält, vorkommen.

Durch ihre mechanische Wirksamkeit sehr wesentliche Elemente des Blattes sind die Sklerenchymstränge, da sie den langen, schmalen und dabei aufrecht stehenden Blättern den nöthigen Halt verleihen. Ihr Auftreten und ihre Lage erinnert vollständig an die Blattverhältnisse bei Monokotyledonen[1]). Sie bestehen aus Zellen, welche stark verdickte und mit einfachen schiefgestellten Poren versehene Wände und einen plasmatischen Inhalt besitzen. Sie fügen sich mit stark zugespitzten Enden prosenchymatisch in einander und wurden im Blatt von E. Lasseauxi bei einer Dicke von 0,01 bis 0,015 mm 2 bis 3 mm lang gefunden. Ebensolche Sklerenchymfasern bilden auch die Scheiden der Gefässbündel.

Die specifischen Elemente der beiden Gefässbündel sind der Weichbast, die Holzzellen und die Holzgefässe. Im Weichbaste sind keine Siebröhren zu erkennen, es finden sich aber lange dünnwandige Zellen mit plasmatischem Inhalt, mit theils queren, theils schiefen Wänden an einander stossend, bei denen keine Poren wahrgenommen werden konnten, so dass diese Fasern als gekammerte Zellen mit spitzen Enden gedeutet werden können. Ihre Breite ist der der Sklerenchymfasern gleich, ihre Länge beträgt aber nur etwa 0,3 mm. Das Holz besteht aus eigentlichen kurzen prosenchymatischen Holzzellen mit verdickten und getüpfelten Wänden, aus Tracheiden mit ringförmiger Verdickung, und aus Ring und Spiralgefässen, deren Weite etwa 0,02 mm im Maximum beträgt und die theilweise einen braunen Inhalt führen. In den Spiralgefässen des Blattes von E. Decaisneanum tritt stellenweise ein der Wand an-

---

1) Nach Schwendener (Das mechanische Princip, p. 77) würden sie unter den Querschnittsformen des mechanischen Systems in bilateralen Organen den ersten Typus des Systems der subepidermalen Träger repräsentiren: nämlich „zusammengesetzte subepidermale Träger in bilateraler Anordnung, mit den tiefer liegenden Mestomsträngen nicht direkt verbunden, denselben aber häufig in Zahl und Lage entsprechend, nur bei beträchtlicher Ueberzahl ohne Beziehung zum Mestom“.

liegendes schwarzes Secret auf, das sich gegen Kalilauge und Alkohol unverändert hält. Die stärkste Vergrösserung zeigt, dass es aus schwarzen Körnern besteht, die bei gewisser Einstellung violett erscheinen. Es muss in den Gefässen selbst entstanden sein, denn diese sind von anderen Gefässen oder Holzfasern umgeben[1].

Ein Cambium ist vorhanden und dessen Thätigkeit noch einigermassen in der Reihenanordnung der ihm zunächst liegenden Holz- und Bastzellen erkennbar. Was den Verlauf der Gefässbündel betrifft, so ist darüber in dem oben Gesagten schon einiges angedeutet worden, was aber noch der Ausführung bedarf. Alle Bündel verlaufen parallel mit einander durch das ganze Blatt und anastomosiren nur in den Diaphragmen. Die Anastomosen werden in der Art gebildet, dass ein direkter Verbindungsstrang von dem grossen wie von dem kleinen Bündel der einen Längsscheidewand zu dem grossen, beziehungsweise kleinen der benachbarten geht und dass diese Commissuren an der Grenze des lacunösen Gewebes des Diaphragmas und des Parenchyms der Scheidewand wiederum jederseits durch einen Strang verbunden sind (s. Taf. XXIII, Fig. 4). Eine direkte Anastomose des grossen Bündels mit dem kleinen einer Längsscheidewand findet also nicht statt. Die Gefässbündel am Rande treten allmählich in die Zähne aus, über deren Beschaffenheit ich jetzt noch einige Angaben zu machen habe.

Die grösseren Zähne wiederholen nämlich in kleinerem Maassstabe vollkommen den Bau des Blattes. Ein recht starker Zahn[2]) am Grunde der Blattfläche von E. Lasseauxi (s. Taf. XXIII, Fig. 5) wird von zwei Luftkanälen durchzogen, welche auch von Diaphragmen unterbrochen werden. Die in der Mitte befindliche Längsscheidewand enthält zwei übereinander liegende Gefässbündel und zwei Harzgänge, während an jedem Rande nur ein und zwar normal orientirtes Bündel verläuft. Unter der Epidermis zieht sich ringsum ein sklerotisches Gewebe hin, das besonders an den Rändern sehr stark

---

1) Nach de Bary (a. a. O. p. 177) ist bei Pflanzen, die Milchsaft oder harzige oder gerbstoffreiche Secrete in Schläuchen oder in intercellularen Behältern führen, eine mehr oder minder grosse Anzahl von Gefässen oft längere oder kürzere Strecken weit mit Milchsaft oder mit dem jeweils charakteristischen Secret erfüllt.

2) Ein Blattzahn von E. floribundum wurde schon bei diesem beschrieben

entwickelt ist; auch über dem kleinen und unter dem grossen Bündel der Längsscheidewand liegt ein starker subepidermaler Sklerenchymstrang. Zwischen diesen Strängen und dem Sklerenchym des Randes ist auf beiden Seiten chlorophyllführendes Pallisadenparenchym ausgebildet. Ausserdem finden sich noch einige andere, kleinere oder grössere, das grüne Gewebe unterbrechende Sklerenchymstränge. Das die Luftgänge rings umgebende Gewebe ist auch hier farbloses Parenchym. — Ein höher stehender und schwächerer Zahn besitzt keine Luftgänge, sondern die Mitte wird durch Parenchym ausgefüllt, in dem drei Gefässbündel neben einander und je ein Harzgang über und unter dem mittleren Bündel verlaufen. Um diesen mittleren Theil liegen je vier Gruppen Pallisadenparenchym und Sklerenchym in gewöhnlicher Weise mit einander abwechselnd. Noch schwächere Zähne besitzen nur zwei, die schwächsten nur ein in lauter sklerenchymatischem Gewebe eingeschlossenes Gefässbündel.

Der Bündelverlauf beim Eintritt in den Zahn ist ziemlich complicirt und lässt sich auf kein bestimmtes Schema zurückführen, da ja wechselnd ein, zwei oder drei Zähne von demselben Punkte entspringen. Da ferner im Blatte selbst die Anzahl der Bündel am Rande eine wechselnde ist, so lässt sich schon deshalb keine bestimmte Regel für ihren Uebergang in den Blattzahn feststellen. Nur soviel kann man sagen, dass bei allen stärkeren Zähnen nicht blos das äusserste, sondern die zwei oder drei äussersten Gefässbündel des Blattes den Zahn versorgen und dass dann das äusserste ganz in denselben hinausläuft An der Ansatzstelle der Zähne an das Blatt anastomosiren die äussersten Gefässbündel desselben mit einander und von diesen Anastomosen aus gehen in einen Zahn je nach seiner Grösse ein oder mehrere Bündel, die sich wieder verzweigen können. Nach der Spitze zu legen sie sich aber aneinander, so dass der oberste Theil nur ein Bündel enthält. An einer Stelle, wo zwei Zähne entsprangen, zeigte sich folgendes Verhalten: Das äusserste Bündel des Blattrandes verläuft ungetheilt in den grösseren Zahn, von den zwei Bündeln der nächsten Längsscheidewand des Blattes, legt sich das grosse an das äussere an, das kleine theilt sich in zwei Aeste, von denen der eine im Blatt als zweites Bündel von aussen verläuft, der andere sich dreifach theilt. Der

äusserste Ast dieser drei geht noch in den grösseren Blattzahn, der mittlere versorgt den kleineren und der innerste bleibt als nunmehr äusserstes Bündel im Blatt. Unterhalb des Ansatzes der Zähne war also nur zu äusserst im Blattrand ein Gefässbündel, dann folgten gleich zwei über einander, oberhalb aber folgte auf das einfache äusserste noch einmal nur ein Bündel in einer Scheidewand.

Die verschiedenen Gewebeformen des Blattes, welche wir soeben der Reihe nach betrachtet haben, entwickeln sich auf folgende Weise. Zuerst lässt sich an dem jungen Blatte nur die Epidermis von einem gleichförmigen Grundgewebe unterscheiden, das etwa zwölf Zelllagen stark ist. Dadurch, dass in den unter der Epidermis liegenden Schichten vorwiegend Zelltheilungen senkrecht zur Oberfläche auftreten, während sich in den mittleren Schichten die Zellen auch tangential theilen, differenzirt sich ein äusseres, zwei bis drei auf der Oberseite, drei bis vier Zelllagen auf der Unterseite, starkes Gewebe von einem mehrschichtigen, etwa 20 Zelllagen starken mittleren. Auf der Oberseite werden die Zellen des ersteren Gewebes entweder zu kurzen chlorophyllführenden Parenchymzellen oder einzelne Gruppen von ihnen erfahren tangentiale Theilungen und diese neu gebildeten Zellen werden durch bedeutendes Wachsthum in der Längsrichtung des Blattes zu den Faserzellen der subepidermalen Sklerenchymstränge. Etwas später als auf dieser Seite geht dieselbe Ausbildnng auf der Unterseite vor sich, nur mit dem Unterschiede, dass hier die äusserste Lage unter der Epidermis sich zu dem sklerotischen Hypoderma entwickelt. Ehe sich noch die erwähnten Sklerenchymstränge bilden, beginnt sich das innere Gewebe zu differenziren. Seine Zellen wachsen entweder in die Länge und werden zu den Elementen der Gefässbündel und der diese begleitenden Sklerenchymscheiden, oder sie bleiben kurz und geben die Zellen des farblosen Parenchyms. Dabei entsteht aber auffallender Weise der das grosse Gefässbündel liefernde Procambiumstrang weit eher als der, aus dem das obere kleinere hervorgeht. Auch die Harzgänge, welche in den späteren Längsscheidewänden liegen, werden vorher angelegt und zwar zuerst der über dem grossen Gefässbündel liegende. Nachdem in diesem schon die ersten Gefässe angelegt sind und eine lebhafte Cambialthätigkeit eingetreten ist, entsteht erst der das obere Gefässbündel liefernde Procambiumstrang. Zur Zeit seiner Entstehung

weichen schon die Zellen des Parenchyms zwischen den Gewebeplatten, welche die Gefässbündel enthalten, auseinander und bilden Intercellularräume, die rasch an Grösse zunehmen. Da die Zellen an diesen Stellen dem Wachsthum des übrigen Gewebes nicht folgen, werden sie zerrissen und zerstört, so dass der weite Luftkanal entsteht. Die Harzgänge, welche den äusseren Sklerenchymsträngen anliegen, werden nachträglich gebildet.

Nachdem wir so die Entstehung der verschiedenen Gewebe des Blattes verfolgt haben, bleibt noch übrig, die Anlage der Spaltöffnungen kennen zu lernen. Bevor diese entstehen, sind die Athemhöhlen schon ausgebildet, durch Auseinanderweichen der chlorophyllführenden Zellen und auf der Unterseite auch der später sklerotischen Hypodermzellen entstanden. Wie oben angegeben wurde, liegen die Spaltöffnungen in einzelnen Streifen der Epidermis. Die Zellen dieser Streifen sind anfangs in deutlichen Längsreihen angeordnet und in der Längsrichtung verkürzt. In einer solchen Zelle entstehen nun von einer Querwand zur anderen senkrecht zur Oberfläche zwei gegen einander concave Wände, die auf der convexen Seite zwei Nebenzellen abschneiden, die mittlere Zelle theilt sich noch einmal längs und bildet so die später auseinanderweichenden Schliesszellen. Die Zellen, in denen die eben beschriebenen Theilungen stattfinden, dehnen sich in querer Richtung stärker aus als die ungetheilten; letztere strecken sich meist in der Längsrichtung, theilen sich auch wohl durch Längs- und Querwände und dadurch wird die Reihenanordnung in der ausgebildeten Epidermis etwas gestört.

Die eben bei E. Lasseauxi beschriebene Entstehung der Spaltöffnungen ist verschieden von derjenigen, wie sie bei einheimischen Arten, z. B. E. amethystinum, vorkommt. Hier liegen die Zellen anfangs ebenfalls in Reihen, sind aber in der Längsrichtung gestreckt. Der Anlage der Spaltöffnungen gehen Quertheilungen voraus. Die Mutterzelle der Schliesszellen entsteht entweder, indem in einer Zelle eine neue Wand zwei benachbarte Zellwände bogenförmig verbindet und eine zweite Wand von einer der letzteren zur neugebildeten Wand sich gleichfalls im Bogen ansetzt oder sie entsteht aus einer der Zellen, die sich aus einer einfachen Zelle durch Theilung derselben parallel ihrer Längsrichtung gebildet haben. In

dieser Richtung ist auch meist der Porus gestellt; die Reihenanordnung der Zellen aber ist durch nachträgliches Wachsthum und durch Theilung derselben sehr gestört.

III. Anatomie des Stammes.

1. Vegetativer Stamm. Nur wenige Eryngien besitzen einen oberirdischen vegetativen Stamm. Der einzige, den ich untersuchen konnte, ist der von E. bupleuroides, welcher keine anomalen Verhältnisse darbietet. Es sind in ihm alle Bündel zu einem zusammenhängenden Ringe verschmolzen, der innen eine Markkrone bildet und aussen die einzelnen Gruppen des primären Bastes trägt, vor denen die Oelgänge verlaufen. Das Holz besteht aus Tüpfelgefässen und stark verdickten Tracheiden, der Bast ist theilweise collenchymatisch verdickt. Die äusseren Rindenzellen bilden ein starkes Collenchym, das gleichmässig um den Stamm herumgeht. An einzelnen Stellen findet aussen eine Korkbildung statt.

Bei den meisten Eryngien ist der Stamm ein ausdauerndes Rhizom, das im Sommer Blätter und Blüthenschäfte treibt. Die nähere Untersuchung desselben wurde hier wieder bei E. Lasseauxi vorgenommen; zur Vergleichung seien aber auch die Verhältnisse bei einigen einheimischen Arten, wie E. maritimum und E. campestre kurz angeführt. Der anatomische Bau des Rhizoms zeichnet sich dadurch aus, dass in den Gefässbündeln nur Gefässe und Parenchymzellen gebildet werden, so dass es aus einem ziemlich weichen Gewebe besteht. Der Gefässbündelring setzt sich aus einzelnen durch schmale Markstrahlstreifen getrennten Bündeln zusammen. Im Holze sind nur die ersten ganz engen Gefässe spiralig verdickt, alle weiteren leiterförmig durchbrochen oder wenigstens mit sehr in die Quere ausgezogenen Poren versehen. Das übrige Holzgewebe ist parenchymatischer Natur, ebenso der Bast, in dem die Siebröhren ganz fehlen. Rinde und Mark bieten keine Eigenthümlichkeiten dar, sie bestehen aus unverdickten Zellen und werden von zahlreichen Oelgängen durchzogen. Die Thätigkeit des Cambiums ist eine sehr

ausgiebige, so dass bei älteren Rhizomen von E. maritimum eine starke secundäre Rinde gebildet wird, während die primäre unter der äusseren Korkschicht zusammengedrückt ist. Besonders die Dauer der cambialen Thätigkeit und der damit verbundenen Umstände im Dickenwachsthum sind es, welche das Rhizom der schmalblätterigen Eryngien vor dem der gewöhnlichen auszeichnen.

Bei E. Lasseauxi besteht die erste Axe des Rhizoms aus einem dicken Kegel, der seine Spitze nach unten richtet und von zahlreichen Adventivwurzeln in ähnlicher Weise gehalten wird, wie wir es z. B. an dem Stamm von Pandanus sehen. Später treibt der Stamm Seitenzweige, die in horizontaler Richtung den Boden durchkriechen und auf der Unterseite Adventivwurzeln bilden. Seine anatomische Beschaffenheit entspricht im wesentlichen dem Typus der Dikotylen und ist derjenigen der ebenbeschriebenen Arten sehr ähnlich, weicht aber im Dickenwachsthum in einer merkwürdigen Weise ab, welche ich zuletzt beschreiben will. — Die nach oben gekehrte Basis des Kegels ist am Rande etwas höher als in der Mitte und trägt die grundständige Blattrosette, welche den Vegetationspunkt umgiebt. Derselbe besitzt einen für eine dikotyle Pflanze merkwürdig stark gewölbten Scheitel und wird von den jungen Blattanlagen überdeckt; das Dermatogen, vier bis fünf Zelllagen von Periblem und drei bis vier des Pleroms sind deutlich zu unterscheiden. Die Zone, in welcher die Gefässbündel aus den jungen Blättern austreten, erweitert sich rasch zu dem Gefässbündelring. Dieser besizt im stärksten Theile des Stammes nur eine geringe Stärke im Verhältniss zu Rinde und Mark, ist aber sehr reich an Gefässbündeln, denn bei einem Stammquerschnitt von 3 cm stehen etwa 160 Bündel in dem Ringe (s. Taf. XXII, Fig. 4). Dieselben sind theils zu mehreren durch ein nur kurze Zeit thätiges Cambium verbunden, theils sind sie durch Markstrahlen, die aus parenchymatischen Zellen mit stark lufthaltigen Intercellularen bestehen, von einander getrennt. Sie bestehen im Holze nur aus Spiralgefässen und Parenchym, im Baste nur aus Parenchym, dessen Zellen die Gestalt der Cambiumzellen behalten und ihre Wände, besonders in den zusammenstossenden Kanten etwas verdicken. Andere mechanisch verstärkende Elemente, deren ja auch das durch den Erdboden und die Wurzeln genügend gestützte Rhizom nicht bedarf, fehlen ganz. Der Gefässbündelring

umschliesst ein ansehnliches Mark von weichem parenchymatischem Gewebe, das von zahlreichen Harzgängen in sehr unregelmässigem Verlaufe durchzogen wird. Die Rinde ist sehr stark und besteht ebenfalls nur aus parenchymatischen Zellen und enthält, wie das Mark, eine grosse Anzahl von Harzgängen ohne regelmässige Anordnung. Ausserdem treten in der Rinde zahlreiche kleinere Gefässbündel auf, welche annähernd in concentrischen Kreisen um den centralen Bündelring liegen, und, je weiter nach aussen, um so mehr in der Ebene des Querschnitts verlaufen. Fast das ganze Rhizom ist nämlich noch bedeckt mit den Ansatzstellen der früher abgefallenen Blätter, so dass auch im unteren Theile noch in der Peripherie der Rinde Blattspurstränge auftreten, die theilweise in tangential schiefer Richtung und fast in der Ebene des Querschnitts verlaufen. Es erklärt sich dies daraus, dass die unteren Blätter, welche noch nicht durch andere gestützt und gehalten wurden, eine stärkere Befestigung brauchten. Diese wird erzielt, indem die seitlichen Spurstränge, wenn die Blattbasis nicht stengelumfassend ist, den Stengel umfassen und in tangential schiefem Bogen bis auf die Rückseite des Stammes verlaufen.[1]) Beim Ansatze des Blattes an den Stamm vereinigen sich die beiden übereinanderliegenden Bündel des ersteren und treten als eines in die Rinde ein. Sie durchsetzen dieselbe in der oben angegebenen Weise, um sich an den centralen Bündelring anzulegen. Einzelne aber treten nicht einfach von aussen in den Ring ein, sondern biegen erst bis in das Mark ein, um dann, sich nach unten und aussen wendend, sich mit dem Bündelring zu vereinigen. Dadurch erhält man im Querschnitt an manchen Stellen markständige Bündel, aber nur unmittelbar hinter denen des allgemeinen Bündelrings. Diese letzte Eigenthümlichkeit schliesst sich wiederum mehr dem Verhalten der Monokotylen als der Dikotylen an, denn bekanntlich ist bei den Palmen das Einbiegen der Blattspurstränge nach innen typisch.

Die oben angedeutete Eigenthümlichkeit des Dickenwachsthums besteht in der Bildung eines secundären extrafascicularen Cambiums, welches am meisten an das von Yucca, Dracaena u. a. erinnert,

1) Siehe Schwendener, mechanisches Princip, p. 138, wo diese Verhältnisse für Palmen und Dracänen angegeben werden.

aber sowohl von diesem wie von dem bei den Menispermaceen, Chenopodiaceen u. a. auftretenden nicht unwesentlich abweicht. Diese neue Zuwachszone ist eine ziemlich späte Bildung, sie entsteht nach dem Erlöschen der Thätigkeit des ersten Cambiums unterhalb der Ansatzstelle der äussersten noch grünen Blätter, aber die Zellen der Rindenschicht, in welcher sie sich bildet, zeigen schon sehr frühe eine von den andern Rindenzellen abweichende Gestalt durch ihre tangentiale Streckung. Etwa fünf Zelllagen von dem primären Bast entfernt treten nun in diesen Rindenzellen tangentiale Theilungen auf (s. Taf. XXII, Fig. 5) und es bildet sich ein Cambium, welches nach aussen und innen Zellen abscheidet. Anfangs geschieht dies an einzelnen Stellen eine kurze Strecke weit, bald aber bildet sich eine rings um den primären Bündelring gehende zusammenhängende Zuwachszone, die nur an wenigen Stellen durch schmale Streifen des Grundgewebes oder durch eintretende Blattspurstränge unterbrochen wird. Sie liefert Reihen von 20—30 hinter einander liegenden Zellen, von denen die nach aussen abgeschiedenen sich ebenso gestalten, wie die des Bastes im inneren Bündelring, jedoch ein etwas weiteres Lumen als diese haben. Von den nach innen abgeschiedenen Zellen bleiben die einen unverändert, die andern werden zu ganz kurzgliedrigen und in Folge dessen nach allen drei Richtungen ziemlich gleichmässig verlaufenden Holzgefässen, die leiterförmig oder porös, niemals spiralig verdickt sind. Ihre aneinanderstossenden Querwände sind kreisförmig durchbrochen (s. Taf. XXII, Fig. 6). Die Ansicht des sekundären Bündelrings auf dem Quer- und Längsschnitt ist eine sehr ähnliche. Die Anlage eines dritten Verdickungsringes wurde nirgends beobachtet. Der Unterschied also dieser Bildung bei Eryngium von der analogen bei den Aloineen und Dracaeneen, sowie von der bei den Dikotylen und Gymnospermen mit erneuerten Zuwachszonen[1]) liegt darin, dass, wenn auch bei diesen nach aussen und innen Zellen abgeschieden werden, doch nach aussen nur ganz wenig Rinde gebildet wird und dass aus den nach innen abgeschiedenen Zellen isolirte Fibrovasalstränge hervorgehen.

---

1) S. de Bary a. a. O. p. 582 u. p. 636.

2. Inflorescenzaxe. Von nicht schmalblätterigen Arten wurden zur Vergleichung untersucht die Stengel von E. planum, E. giganteum und E. campestre. Dieselben weichen von dem gewöhnlichen Stammbau der Umbelliferen sowie auch von einander wenig ab. Bei E. planum sind die ersten Rindenschichten unter der Epidermis, und in den Vorsprüngen des Stengels eine grössere Zellgruppe, collenchymatisch verdickt. Die parenchymatischen Rindenzellen sind tangential gestreckt und bilden ziemlich weite Intercellularräume. Der Gefässbündelring wird von einzelnen nirgends durch ein Interfascicularcambium verbundenen Bündeln gebildet, die in den Vorsprüngen etwas weiter nach aussen treten, als an den anderen Stellen. Der Holztheil, der aus Gefässen und sklerotischen Zellen besteht, umgreift den Bast halbmondförmig auf beiden Seiten und hat innen noch eine collenchymatische Scheide. Die Zellen der Markstrahlen sind radial gestreckt, an manchen Stellen tritt bei ihnen eine sklerenchymatische Verdickung ein, so dass sie eine Verbindung zwischen den benachbarten Holztheilen zweier Bündel bilden. Das Mark besteht aus rundlichen, Intercellulare zwischen sich lassenden Zellen. Ausserhalb und innerhalb der Gefässbündel verlaufen parallel mit ihnen die Oelgänge.

Der Stengel von E. giganteum besitzt dieselben Gewebe in gleicher Vertheilung, unterscheidet sich aber dadurch von dem des E. planum, dass wenigstens zwischen einigen Bündeln ein Interfascicularcambium gebildet wird, und dass die Grenze zwischen Holz und Bast eine gerade ist.

Im Gefässbündelring von E. campestre geht die Verschmelzung der Bündel noch weiter, denn sämmtliche hängen mit ihren Holztheilen zusammen und auch ein nur an wenigen Stellen unterbrochenes Interfascicularcambium ist vorhanden, die primären Basttheile aber liegen von einander getrennt.

Von schmalblätterigen Arten konnte die Inflorescenzaxe untersucht werden bei E. aquaticum, E. paniculatum und E. Decaisneanum. Bei allen ist der Schaft in der Mitte von einer weiten cylindrischen Höhlung durchzogen, die nur bei E. aquaticum an den Knoten geschlossen ist, indem hier das Mark eine verhältnissmässig grosse Strecke erhalten bleibt. Die Luftgänge aber, welche in der Rinde von E. aquaticum und E. Decaisneanum auftreten, durchziehen zwar

das ganze Internodium, sind jedoch an den Knoten geschlossen und alterniren mit denen des darüber und darunter befindlichen Internodiums; auch mit den Luftgängen der Blätter stehen sie in keiner Verbindung, denn diese endigen blind an der Ansatzstelle des Blattes. Der anatomische Bau ist bei jedem etwas verschieden, auch hier sind, wie in den Blättern die Verhältnisse bei der erstgenannten Species am einfachsten und normalsten.

E. aquaticum (s. Taf. XXIV, Fig. 1) besitzt unter der Epidermis zunächst ein durchgehendes sklerotisches Hypoderma, das eine Zelllage stark und nur unter den Spaltöffnungen unterbrochen ist. Darunter liegen in den etwa 18 Kanten des Stengels Sklerenchymbündel, die keilförmig nach innen vorspringen, während zwischen diesen, meist zwei, flachere Stränge von Sklerenchymfasern auftreten. Das andere zunächst unter dem Hypoderma liegende Gewebe ist chlorophyllhaltig und bildet eine Art Pallisadenparenchym, dessen Zellen aber allmählich in die längsgestreckten Zellen des farblosen Rindenparenchyms übergehen. Dieses wird von weiten Luftkanälen, deren einer jedesmal einer Vertiefung des Stengels entspricht, durchzogen. Der Gefässbündelring erscheint auf dem Querschnitt nicht kreisförmig, sondern zieht sich bogenförmig um die Luftkanäle, so dass er zwischen denselben jedesmal einen Vorsprung nach aussen bildet. Die Gefässbündel haben starke sklerenchymatische Scheiden, welche auf der Aussenseite getrennt bleiben, auf der Innenseite aber zu einer mächtigen alle Bündel vereinigenden Scheide zusammenfliessen. Ausserdem sind die unter den Luftkanälen liegenden Bündel durch ein Interfascicularcambium vereinigt, während die in den Vorsprüngen liegenden sich an der Bildung desselben nicht betheiligen. Auch sind letztere durch einen grösseren Zwischenraum von den nahe zusammenliegenden und den Bogen bildenden Bündeln entfernt. Die Gefässbündel laufen durch das ganze Internodium mit einander parallel, selbst im Knoten finden keine Anastomosen statt. Harzgänge fehlen auch in der Inflorescenzaxe nicht und zwar liegt ziemlich regelmässig je einer vor und hinter jedem Gefässbündel.

Bei E. paniculatum (s. Taf. XXIV, Fig. 2) liegt unterhalb der verdickten Epidermis eine ringsum gehende Collenchymschicht, welche kleine Gruppen dünnwandiger chlorophyllhaltiger Zellen einschliesst.

Es fehlen also die für den Umbelliferenstengel charakteristischen collenchymatischen oder sklerenchymatischen Stränge in den Kanten des Schaftes. Auf die Collenchymschicht folgt ein starkes Rindenparenchym und auf dieses der Gefässbündelring, der den Rest des Markes mit dem Hohlraum umschliesst. Rinde und Mark werden von Harzgängen durchzogen; besonders zahlreich treten dieselben an der Grenze von Collenchym und Parenchym auf, sie finden sich auch im Mark regelmässig hinter den tiefer in dasselbe hineinragenden Gefässbündeln gelegen und sonst unregelmässig zerstreut. Die Luftkanäle in der Rinde fehlen. Der Bündelring zeigt ähnliche Einbuchtungen wie der von E. aquaticum, nur sind sie viel unregelmässiger. Die vorspringenden Stellen werden nicht von einem Bündel gebildet, sondern die Bündel sind hier gleichförmig auf den Umfang vertheilt, so dass die Grenze zwischen Holz und Bast bei einigen fast senkrecht gegen die Stammoberfläche gerichtet ist. Ein verbindendes Interfascicularcambium fehlt, doch ist in jedem Bündel eine cambiale Thätigkeit aus der Reihenanordnung der Zellen an der Holz- und Bastgrenze deutlich zu erkennen. Jedes Bündel ist auf der Innenseite von einer stark sichelförmigen Sklerenchymscheide umgeben. Diese einzelnen Scheiden sind bald durch einige Zellreihen parenchymatischen Gewebes getrennt, bald stossen die mehrerer benachbarter Bündel zusammen und bilden eine kleinere oder grössere Reihe durch eine gemeinsame Scheide vereinigter Bündel. Auf der Bastseite sind die Gefässbündel ebenfalls von einer Sklerenchymscheide umgeben, aber die Bastscheiden der benachbarten Bündel bleiben wie bei E. aquaticum getrennt.

Zur Erhöhung der Festigkeit des Stengels und gewissermassen zum Ersatz der fehlenden äusseren Sklerenchymstränge dienen nun eigenthümliche rindenständige Bündelgruppen, welche an die Verhältnisse bei rankenden Sapindaceen erinnern. Wir finden nämlich auch in der Rinde Gefässbündel in verschiedener Anzahl zu kleinen in sich geschlossenen Ringen oder Gruppen verbunden, durch eine gemeinsame sklerotische Scheide auf der Holzseite vereinigt und auf der Bastseite von unter sich getrennten Sklerenchymscheiden umgeben (s. Taf. XXIV, Fig. 4). Oft legen sich nur zwei Bündel mit den Holztheilen an einander und werden in eine gemeinsame Sklerenchymscheide eingebettet, es treten aber auch bis zu sieben Bündel

zusammen und stehen dann in einem Ringe, in dessen Mitte noch parenchymatisches Grundgewebe als ein Mark übrig bleibt, welchem alle Bündel ihre Holztheile zuwenden. Grössere solcher Gruppen oder Ringe liegen meist in einer Einbuchtung des grossen Bündelrings, eine regelmässige Anordnung ist dabei nicht wahrzunehmen.

Diese rindenständigen Bündelgruppen treten in gleicher Weise in der Inflorescenzaxe von E. Decaisneanum auf, doch ist dieselbe unschwer von der des E. paniculatum durch andere Eigenthümlichkeiten zu unterscheiden. Erstens nämlich ist hier keine zusammenhängende Collenchymschicht unter der Epidermis vorhanden, sondern ein collenchymatisches Hypoderma von einer Zelllage, unter welchem breitere Streifen collenchymatischen Gewebes mit schmäleren Streifen von chlorophyllführendem Pallisadenparenchym regelmässig abwechseln. Zweitens treten in der Rinde in ziemlich gleichen Abständen Luftcanäle auf, wie bei E. aquaticum, doch sind sie hier enger und zahlreicher als bei jenem. Drittens zeigt der Bündelring andere Verhältnisse dadurch, dass er weniger in die Rinde vorspringende Bündel enthält als vielmehr einzelne Bündel in das Mark hineindrängt. Auf dem Querschnitt betrachtet, besteht er aus einzelnen nach innen concaven Bögen von verschieden vielen Bündeln, die in einer gemeinsamen Sklerenchymscheide liegen. Die Bögen sind meist durch einen schmalen Streifen parenchymatischen Gewebes getrennt, seltener verschmolzen. Ein fernerer Unterschied von E. paniculatum liegt darin, dass auch die Sklerenchymbekleidungen auf der Bastseite der einzelnen Bündel sich zu einer gemeinsamen Scheide vereinigen. An vielen Bündeln selbst ist auffallend, dass die Grenze zwischen Holz und Bast eine nach aussen stark concave Linie bildet, der Holztheil also den Basttheil auf beiden Seiten umgreift. Einzelne Bündel, die jedoch auch Blattspurstränge sind, werden so weit in das Mark hineingedrängt, dass sie vollständig von dem grossen Bündelring abgeschlossen werden und in einer eigenen durch Markparenchym von den anderen getrennten Sklerenchymscheide liegen. Schliesslich sind auch die Harzgänge in grösserer Menge als bei E. paniculatum vorhanden: ihre Anordnung richtet sich theilweise nach den Gefässbündeln, indem ausserhalb und innerhalb fast jedes Bündels ein Harzgang gelegen ist, ausserdem liegt einer hinter jedem Collenchymstrang der Rinde, und finden sie sich in unregelmässiger

aber reicher Vertheilung im Mark. Die Inflorescenzzweige höherer Ordnung weichen etwas von dem oben beschriebenen Verhalten der Hauptaxe ab und zwar dadurch, dass das Pallisadenparenchym hier stärker als das Collenchym entwickelt ist, während dort das Entgegengesetzte der Fall war. Ferner hängen hier alle Gefässbündel des inneren Bündelringes durch sklerenchymatisches Gewebe vollständig zusammen und der Ring ist regelmässig eingebuchtet. Einzelne losgetrennte Bündel im Marke finden sich auch hier, aber die rindenständigen Gefässbündelgruppen fehlen gänzlich.

IV. Anatomie der Wurzel.

Die Hauptwurzel ist nur noch an jungen Keimlingen vorhanden, sie stirbt bald ab und wird ersetzt durch zahlreiche Adventivwurzeln, welche, wie bereits erwähnt, aus dem Rhizom entspringen. Der Bau derselben stimmt mit dem überein, welchen van Tieghem[1]) für die Adventivwurzeln der Umbelliferen beschreibt. Die Zellen der Epidermis sind in der Längsrichtung gestreckt und ungefähr ebenso hoch wie breit, ihre Aussenwände sind schwach verdickt. Die äusserste Zelllage der Rinde zeichnet sich vor dem übrigen Rindenparenchym dadurch aus, dass ihre Zellen in radialer Richtung eine grössere Ausdehnung als in tangentialer besitzen, was bei den andern nicht der Fall ist. Die Rinde entwickelt sich sehr stark und wird bei älteren Wurzeln von schmalen Luftgängen durchzogen.[2])
Ihre Zellen liegen in radialen Reihen und concentrischen Kreisen, weichen aber schon sehr bald an den Ecken auseinander, so dass hier kleine lufterfüllte Intercellularräume gebildet werden. Im Parenchym und besonders häufig an den Rändern der Luftgänge treten

---

1) Van Tieghem. Symmetrie de structure des plantes (Annales des sciences naturelles. 5. Serie. Botanique 13).

2) Diese Luftgänge treten auch auf bei Oenanthe Phellandrium nach van Tieghem a. a. O.

in der Längsrichtung gekammerte Zellen auf, welche in jeder Kammer eine grosse Druse von oxalsaurem Kalk enthalten. Wir sehen also hier wiederum die schon oben (p. 400) erwähnte Erscheinung, dass die Drusen sich am häufigsten an der Grenze lufterfüllter Räume finden. Die innerste Zellenlage der Rinde bildet die innere Endodermis oder Schutzscheide, welche auf dem Querschnitte sehr deutlich in ihren radialen Wänden den charakteristischen schwarzen Punkt zeigt. Der innere Cylinder, den sie umschliesst, wird vom Pericambium umgeben. Schon sehr frühe finden in den Zellen desselben Theilungen statt, welche zur Bildung secrethaltiger Intercellularräume führen. Diese Oelgänge bilden sich noch vor der Anlage des Gefässbündels, aber so, dass vor jeder Gefässgruppe eine unpaare Anzahl von ihnen liegt: einer in der Mitte von vier Zellen und ein oder zwei an jeder Seite von drei Zellen begrenzt. Sie bilden sich auf folgende Weise: von den Aussenwänden zweier benachbarter, im Querschnitt etwa quadratischer, Pericambiumzellen ziehen sich Wände schräg nach demselben Punkte der gemeinsamen Wand, so dass in beiden Zellen je eine kleinere dreieckige und eine grössere fünfeckige Zelle abgeschnitten wird. Wo diese vier Zellen zusammenstossen, weichen sie zur Bildung eines Oelgangs auseinander. In den Zellen des Pericambiums, welche neben den fünfeckigen liegen, treten gleichfalls Wände auf, die sich von der Aussenwand schräg nach der dem ersten Oelgang zu gelegenen Radialwand ziehen, und so wird hier wiederum jede Zelle in eine kleinere dreieckige und grössere fünfeckige getheilt, die mit der benachbarten fünfeckigen den nun entstehenden Oelgang umgeben. Dies geschieht in einer oder zwei Zellen auf jeder Seite der mittleren zwei Zellen. Gerade unter dem mittelsten Oelgang wird das erste Gefäss des Holztheils ausgebildet. Die Anzahl der Gefässgruppen und somit auch der Gruppe von Oelgängen im Pericambium richtet sich nach der Stärke der Wurzel und schwankt zwischen zwei und neun. Meist werden in einem Theile des Holzkörpers nur drei Gefässe hintereinander angelegt. Zwischen ihnen und mit ihnen durch parenchymatisches Gewebe verbunden liegen die Bastgruppen, anfangs dicht an das Pericambium anstossend, bald aber durch eine von den Pericambiumzellen abgeschiedene Zelllage davon getrennt. Dass hier ein fünfeckiger, aussen von zwei Pericambiumzellen, innen von drei Bastzellen um-

gebener Oelgang liege, wie ihn van Tieghem[1]) für alle Wurzeln der Umbelliferen beschreibt, konnte ich nirgends finden. Innerhalb der Holz- und Bastgruppen liegt ein starker Markcylinder, welcher auch bei älteren Wurzeln erhalten bleibt. Das Dickenwachsthum der Wurzel geschieht in der Weise, dass von einem Holztheil zum andern in einem Bogen innen um den Bast die Zellen des dazwischen liegenden Gewebes sich tangential theilen und eine cambiale Thätigkeit entwickeln. Da sich auch die inneren grossen Zellen, die den über den primären Holzgefässen liegenden Oelgang begrenzen, tangential theilen, so wird eine ringsum zusammenhängende Cambiumzone gebildet, die nach aussen Bast, nach innen Holz abscheidet. Die Elemente des sekundären Holzes sind Holzfasern und weite mit schmalen quergestreckten Poren versehene Gefässe, während die primären Gefässe eng und spiralig verdickt sind. So entsteht ein zusammenhängender Holzring, welcher gegen das Mark zu kreisförmig begrenzt ist. Weitere Veränderungen des Dickenwachsthums sind, dass sich auch die kleinen dreieckigen Zellen, welche die mittleren Oelgänge von aussen begrenzen, tangential theilen, und dass die Schutzscheide, um der Ausdehnung zu folgen, in ihren Zellen radiale Theilungen, besonders über den Oelgängen erfährt; diese Theilwände entbehren aber des charakteristischen schwarzen Punktes, den die Wände der primären Schutzscheidezellen zeigen.

Im Vegetationspunkte lassen sich nur zwei Meristeme unterscheiden, nämlich das Plerom und dasjenige, aus welchem Periblem, Epidermis und Wurzelhaube ihren gemeinsamen Ursprung nehmen. Der Pleromkörper endet mit einer ziemlich starken Wölbung; seine äusserste Zelllage setzt sich als Pericambium deutlich von dem inneren Strang ab, der aus länger gestreckten Zellen gebildet wird; nur unmittelbar am Scheitel sind die inneren Zellen noch nicht in der Längsrichtung gestreckt. Ueber dem Pleromscheitel lässt sich die radiale Reihenanordnung der Zellen bis in die Spitze der Wurzelhaube verfolgen; weiter nach aufwärts sind dann die Schichten des Periblems, die junge Epidermis und die Wurzelhaube als differenzirte Gewebe zu erkennen.

---

1) Van Tieghem: Sur les canaux sécréteurs des plantes. (Annales des sciences nat. 5. Serie. Botanique 16.)

Dieser Bau der Wurzelspitze, welcher sich sowohl bei europäischen als bei amerikanischen schmalblätterigen Arten findet, stimmt mit dem überein, wie er auch für andere Umbelliferen (Selinum decipiens, Levisticum officinale) beschrieben wird[1]).

Die Anlage der Nebenwurzeln (s. Taf. XXIV, Fig. 5) geschicht hier nicht, wie bei den meisten Dikotylen direkt vor den Holztheilen, sondern an dieser Stelle bleibt der mittlere Oelgang bestehen. Die lateralen Oelgänge werden aber, wenn eine Nebenwurzel angelegt werden soll, nicht ausgebildet. Es findet vielmehr an diesem Orte eine lebhafte Tangentialtheilung des Pericambiums statt und es entsteht dadurch zunächst ein kleiner Höcker, welcher die Schutzscheide vor sich herschiebt. Diese folgt eine Zeit lang dem Wachsthum, indem ihre Zellen sich durch radiale Theilungen vermehren, und bleibt der äusserste Ueberzug der jungen Nebenwurzel, ohne sich an der Bildung der Wurzelhaube zu betheiligen. An weiter vorgeschrittenen Nebenwurzeln ist die Schutzscheide nicht mehr zu erkennen und ist sie wahrscheinlich wie die im Wege liegenden Rindenzellen zerdrückt worden. Am Grunde der Nebenwurzel entsteht eine Zellschicht in dem noch undifferenzirten Gewebe des inneren Cylinders, welche durch wiederholte tangentiale Theilungen immer neue Zellen nach aussen abscheidet und der Nebenwurzel hinzufügt. Diese treten aber nur zu dem Pleromstrang, während die übrigen Gewebeformen aus dem Pericambium hervorgehen. Die Holzgefässtheile, deren die Nebenwurzel meist zwei besitzt, legen sich an die beiden Holztheile der Hauptwurzel an, zwischen denen jene entsteht.

---

1) Dr. Jac. Erickson. Das Urmeristem der Dikotylenwurzeln. (Pringsh. Jahrb. XI. Bd. 1878.)

V. Uebersicht der Ergebnisse. Samen. Keimung.

Ueberblicken wir die im Vorhergehenden geschilderten Eigenthümlichkeiten der parallelnervigen Eryngien, so ergiebt sich für sie offenbar ein merkwürdiges Gemisch aus den anatomischen Eigenschaften der Di- und Monokotylen, das sich am besten erkennen lässt, wenn wir den Aufbau der Pflanze verfolgen. Ihrem Habitus nach hätte man es für möglich halten können, dass die Monokotylenähnlichen Eryngien auch nur mit einem Kotyledon keimten, allein, wie sich schon aus der Untersuchung reifer Samen von E. aquaticum ergab, besitzt der Embryo zwei Kotyledonen, zwischen denen ein breiter Stammscheitel liegt (s. Taf. XXIV, Fig. 6). Die Kotyledonen der gekeimten Pflänzchen, auch die der ganz parallelnervigen, wie E. Lasseauxi, sind gestielt, verkehrt eiförmig, netzadrig und ganzrandig. Auch die ersten Laubblätter, welche mit jenen decussirt stehen, haben eine ähnliche Form, sind aber mit breiten Zähnen versehen (s. Taf. XXIV, Fig. 7); die späteren Blätter werden immer schmäler und ihre Zähne immer mehr auf stachelähnliche Gebilde reducirt; dabei verlaufen die Hauptgefässbündel parallel neben einander, sind aber noch durch netzadrige Anastomosen verbunden (s. Taf. XXIV, Fig. 8). Schon mit der Anlage der ersten Laubblätter treibt das hypokotyle Glied Aventivwurzeln, die sich bald stärker als die Hauptwurzel entwickeln. Diese enthält eine Gefässplatte, die in der Ebene der Kotyledonen liegt. Vor jeder Hälfte der Gefässplatte liegt ein Oelgang, während auf beiden Seiten eine Cambiumschicht und Bastgruppe vorhanden ist. Im hypokotylen Glied bleibt diese Anordnung bis fast zur Insertion der Kotyledonen erhalten, doch weichen die Gefässe etwas auseinander, so dass in der Mitte sich einige Markzellen einschalten können. Auch verschwinden hier Schutzscheide und Pericambium, die in der Wurzel deutlich hervortreten. Diese Verhältnisse stimmen also ganz mit denen überein, welche für andere Umbelliferen angegeben werden[1]). Dasselbe ist, wie ich hier gleich bemerken will, der Fall bei der

1) Vergl. van Tieghem: Sur les canaux sécréteurs des plantes. (Annales des sciences nat. 5. Serie. Botanique 16.)

anatomischen Beschaffenheit der Adventivwurzel. Auch der Vegetationspunkt der Wurzel ist so gebaut wie bei den bisher untersuchten Umbelliferen.

Das junge Stämmchen wächst zunächst in normaler Weise in die Dicke und wird dabei zu einem verkehrt kegelförmigen Gebilde, einem Rhizom, das uns wiederum in seinem äusseren Ansehen an die analogen Gebilde mancher Monokotylen, wie z. B an den Stamm von Veratrum, oder, wie oben (p. 407) erwähnt, an den von Pandanus erinnert, und so gleichen auch die kriechenden Verzweigungen, welche daraus entstehen, auffallend denen gewisser Monokotylen, z. B. Iris. Was die anatomische Beschaffenheit des Rhizoms betrifft, so entspricht zwar der Bau der Gefässbündel und die Anordnung derselben in einen Ring dem normalen Verhalten der Dikotylen, aber zwei Eigenthümlichkeiten sind hier vorhanden, die den Monokotylen entlehnt zu sein scheinen. Einmal nämlich das Einbiegen mancher Blattspurstränge in das Mark vor der Vereinigung mit dem gemeinsamen Bündelring, wie es für den Gefässbündelverlauf der Palmen so charakteristisch ist, und sodann das anomale sekundäre Dickenwachsthum, das durch einen zweiten extrafascicularen Verdickungsring bewirkt wird. Letzteres, wenn auch von ganz specifischem Verhalten, kommt der bekannten Erscheinung bei Yucca, Dracaena u. ähnl. am nächsten, schliesst sich also wiederum den Monokotylen an.

Wenden wir uns nun zu den Blättern, so kommen wir zu dem Punkt, worin zuerst die auffallende Aehnlichkeit der betreffenden Eryngien mit Monokotylen constatirt wurde, wie dies in der Einleitung hervorgehoben ist. Es sei hier nur noch darauf aufmerksam gemacht, dass schon in den Namen verschiedener Species diese Aehnlichkeit ausgedrückt ist, wie E. yuccifolium (syn. aquaticum L.), E. bromeliaefolium Delar., E. pandanifolium Cham., E. luzulaefolium Cham., E. junceum Cham. und E. scirpinum Cham. Dabei ist nicht nur die Form, sondern auch die bedeutende Grösse, welche einzelne dieser Blätter erreichen können, auffallend, denn für E. pandanifolium giebt Chamisso an, dass die Wurzelblätter bei einer Breite an der Basis von 18 Linien fast 5 Fuss lang werden. Es hat sich denn auch gezeigt, dass der anatomische Blattbau solcher Arten durchaus von monokotylem Typus ist. Zuerst wurden dafür

nur angeführt[1]) die longitudinalen von Querplatten unterbrochenen Luftkanäle, wie sie sich z. B. bei Musa wiederfinden. Dazu kommen aber noch Analogien in der Vertheilung und Zellform der einzelnen Gewebe. In der Epidermis zunächst finden wir eine regelmässige Reihenanordnung der Zellen und eine bestimmte Richtung in den Poren der Spaltöffnungen, welche selbst auf eine von der bei europäischen Eryngien abweichende Art entstehen. Sogar solche Einzelheiten, wie das Vorhandensein von einzelligen Trichomen, das sonst bei manchen Gräsern beobachtet wird, zeigt sich wieder bei E. eriophorum und E. junceum, Arten mit ganz schmalen grasähnlichen Blättern. Ferner tritt das chlorophyllführende Gewebe ziemlich gleichmässig auf beiden Seiten auf und lässt ein starkes chlorophyllfreies Parenchym zwischen sich, in dem die Gefässbündel verlaufen. Ausser diesen dienen zur mechanischen Verstärkung subepidermale Sklerenchymstränge oder -platten, welche auffallend an die mechanischen Einrichtungen bei Blättern von Monokotylen erinnern. Für die Gefässbündel lassen sich ganz besondere Eigenthümlichkeiten constatiren. Wir sehen nämlich zwar z. B. bei Dasylirion auch in regelmässiger Weise zwei Gefässbündel über einander auftreten, aber immer sind beide normal orientirt. So scheint denn die verkehrte Lage des oberen Bündels, das dem unteren seinen Holztheil zuwendet, wie dies der Fall bei der zuletzt beschriebenen Gruppe von Eryngienblättern ist, eine selten auftretende Erscheinung zu sein. Man könnte daran denken, dass die verkehrte Lage des oberen Bündels zur Unterstützung der Ansicht diene, die Blätter als umgebildete Blattstiele aufzufassen, da ja in diesen die Bündel häufig im Kreise liegen und sich folglich ihre Holztheile zuwenden. Aber gerade bei den ganz schmalblätterigen Arten, wie E. scirpinum, junceum u. a., deren Blätter man mit noch grösserem Rechte als Blattstiele betrachten könnte, liegen beide Bündel normal, d. h. beide den Holztheil nach oben wendend. Wir müssen also jene verkehrte Bündellage einfach als eine Eigenthümlichkeit der breiteren parallelnervigen Arten betrachten und werden richtiger ihre Blätter als eigenthümlich umgestaltete Blattflächen, deren Fiederlappen auf Zähne reducirt sind, auffassen, umsomehr, als diese Zähne, wie

1) Decaisne, a. a. O.

oben gezeigt wurde, vollständig die Struktur des Blattes wiederholen können. Ausserdem sehen wir, dass Uebergänge von breiten fiederartigen Blattzähnen, wie z. B. bei E. elegans zu ganz schmalen stachelähnlichen Bildungen wie bei E. stenophyllum und vielen anderen vorhanden sind. Wir finden dann auch Uebergänge von unseren einheimischen Arten mit zertheilten Blättern bis zu den rein parallelnervigen, ebensowohl in der äusseren Blattform als auch in den anatomischen Eigenthümlichkeiten des Blattbaues, wie dies bei der ausführlichen Beschreibung desselben hervorzuheben gesucht wurde.

Wie die Blätter, so zeichnen sich auch die Blüthenstände der am meisten vom Habitus der Dikotylen abweichenden Eryngien durch ihre Grösse aus; eine Analogie mit Monokotylen kann aber bei ihnen nicht gefunden werden. Dagegen treten in der Inflorescenzaxe bei E. paniculatum und E. Decaisneanum — wahrscheinlich also auch bei den diesen nächststehenden Arten — merkwürdige Verhältnisse in der Anordnung der Gefässbündel auf, wie sie in ähnlicher Weise bisher nur an einigen Sapindaceen beobachtet worden sind: nämlich neben einem grossen Bündelring in der Mitte vollständig in sich geschlossene kleine Bündelringe in der Rinde von einem höchst charakteristischen Aussehen.

Die Blüthen selbst sind es gerade, nach welchen auch diese Eryngien in die Klasse der Umbelliferen eingereiht werden müssen, also ist an ihnen nichts Bemerkenswerthes oder Abweichendes zu finden.

So ergiebt sich denn, dass die Aehnlichkeit der parallelnervigen Eryngien mit Monokotylen nur in den Blättern und im Rhizom liegt, dass diese aber nicht bloss äusserlich vorhanden ist, sondern sich auch auf den anatomischen Bau erstreckt. Wenn es weniger zu verwundern ist, dass den morphologischen Verhältnissen die anatomischen entsprechen, so ist es um so auffallender, dass bei keiner bemerkenswerthen morphologischen Eigenthümlichkeit anatomische Merkwürdigkeiten, nämlich die rindenständigen Bündelgruppen im Stengel, auftreten. Das Fremdartige, was die parallelnervigen Eryngien anderen Dikotylen und speciell Umbelliferen gegenüber schon durch ihren Habitus darboten, wird also durch ihre anatomischen Eigenthümlichkeiten nur noch vermehrt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Fig. 1. Habitusbild von E. paniculatum.

Fig. 2. Blattrand mit Zähnen von E. floribundum (nat. Gr.)

Fig. 3. Blattrand mit Zähnen von E. eburneum (nat. Gr.).

Fig. 4. Schematischer Querschnitt durch den vierten Theil des Rhizoms von E. Lasseauxi. m = Mark, a = innerer Bündelring; b = sekundäre Zuwachszone, r = Rinde, welche von Blattspursträngen in verschiedener Richtung durchzogen wird. Die einfachen Striche und Punkte bezeichnen die Oelgänge.

Fig. 5. Anlage des extrafascicularen Cambiums (Querschnitt).

Fig. 6. Extrafascicularer Verdickungsring (Querschnitt).

In Fig. 5 und 6 ist r = Rinde, b = Bast, c = Cambium, h = Holz des extrafascicularen Verdickungsrings; pr. B = primärer Bast, s. B = sekundärer Bast, C = Cambium, s. H = sekundäres Holz des inneren Bündelrings.

Tafel XXIII.

Fig. 1. E. Lasseauxi, Querschnitt durch eine Längsscheidewand des Blattes.

Fig. 2. E. Lasseauxi, Flächenansicht der Epidermis mit Spaltöffnungen von der Unterseite des Blattes.

Fig. 3. E. Lasseauxi. Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Fig. 4—12 Schematische Querschnitte. Weiss = Parenchym, Gelb = Sklerenchym (resp. Collenchym), Grün = Chlorophyllführendes Gewebe, einfach schraffirt = Bast, doppelt schraffirt = Holz. Die kleinen Kreise bedeuten die Oelgänge.

Fig. 4. E. Lasseauxi. Anastomosen der Gefässbündel in zwei Diaphragmen des Blattes. l = lacunöses Gewebe der Diaphragmen, das übrige Gewebe nicht differenzirt gezeichnet.

Fig. 5. E. Lasseauxi. Starker Blattzahn.

Fig. 6. E. aquaticum. Blattspreite.

Fig. 7. E. paniculatum. Dasselbe.

Fig. 8. E. Decaisneanum. Dasselbe.

Fig. 9. E. floribundum. Dasselbe.

Fig. 10. E. pristis. Dasselbe.

Fig. 11. E. scirpinum. Dasselbe.

Fig. 12. E. campestre. Mittelrippe des Blattes.

Tafel XXIV.

Fig. 1. E. aquaticum. Querschnitt der Inflorescenzaxe.

Fig. 2. E. paniculatum. Dasselbe.

Fig. 3. E. Decaisneanum. Dasselbe.

In Fig. 1—3 ist das parenchymatische Grundgewebe grau gezeichnet; sonst bedeuten die Farben dasselbe wie in Fig. 4—12 der Tafel XXIII.

Fig. 4. E. paniculatum. Querschnitt durch einen rindenständigen Bündelring der Inflorescenzaxe.

Fig. 5. E. Lasseauxi. Anlage einer Nebenwurzel. Querschnitt. s = Schutzscheide, o = Oelgänge. g = Gefässe.

Fig. 6. Reifer Samen mit Embryo von E. aquaticum.

Fig. 7. Keimpflänzchen von E. Lasseauxi (?).

Fig. 8. Dasselbe in älterem Zustande.

Fig. 9. Blattquerschnitt von E. Lasseauxi in einem noch etwas älteren Zustand als Fig. 8 (die Mittelrippe enthaltend).



Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.

Von

Dr. Hugo de Vries.

I. Theil.

Ueber isotonische Coëfficienten.

Einleitung.

Die osmotische Kraft eines Zellsaftes ist die Summe der Anziehungen, welche seine einzelnen Bestandtheile auf das umgebende Wasser ausüben. Für jeden Bestandtheil wird die Grösse dieser Anziehung offenbar durch zwei Factoren bestimmt; es sind dies die Menge, in der er im Safte vorkommt, und die Affinität seiner Molecüle zum Wasser. Diese Affinität ist in stark verdünnten Lösungen für jede Verbindung eine constante Grösse, welche in bestimmter Weise von ihrer chemischen Zusammensetzung abhängt und durch eine einfache Zahl ausgedrückt werden kann. Jene Zahl nenne ich den isotonischen Coëfficienten der betreffenden Verbindung; dieser weist also die Grösse der Anziehung Eines Molecüles[1]) des fraglichen Körpers in verdünnter wässeriger Lösung zum Wasser an. Als Einheit habe ich dabei, aus bald zu erörternden Gründen, ein Drittel der Anziehung eines Molecüles Kalisalpeter gewählt.

---

1) d. h.: Eines Molecüles in Grammen ausgedrückt, oder H = 1 Gramm angenommen.

Die bis jetzt von mir bestimmten isotonischen Coëfficienten sind:

Für organische metallfreie Verbindungen 2
Für die Salze der Alcalien, mit je einem Atom Metall im Molecül 3
Für die Salze der Alcalien, mit je zwei Atomen Metall im Molecül 4
Für die Salze der Alcalien, mit je drei Atomen Metall im Molecül 5
Für die Salze der Erdalcalien, mit je einem Atom Säure im Molecül 2
Für die Salze der Erdalcalien, mit je zwei Atomen Säure im Molecül 4

Die Kenntniss dieser Zahlen ist unerlässlich, wenn man bei pflanzenphysiologischen Versuchen den Antheil berechnen will, den die verschiedenen im Zellsaft vorkommenden Stoffe an der Turgorkraft haben. Mit ihrer Hülfe aber lässt sich diese Aufgabe in sehr einfacher Weise lösen, wenn der Gehalt des Zellsaftes an den betreffenden Verbindungen durch eine chemische Analyse bekannt ist.

Wie eine solche Rechnung auszuführen ist, werde ich im zweiten Theil behandeln; der erste Theil ist ausschliesslich den Betrachtungen und Versuchen gewidmet, auf welche die Kenntniss dieser Coëfficienten beruht.

Eine kurze Erörterung der Principien, nach denen unsere Coëfficienten aus den Versuchen abgeleitet werden und eine nähere Begründung des für sie gewählten Namens möge der Beschreibung der befolgten Methoden vorausgehen.

Die Anziehung zwischen den Molecülen eines gelösten Körpers und seinem Lösungsmittel ist eine physikalische Kraft, und die isotonischen Coëfficienten, welche das Maass dieser Anziehung sein sollen, beziehen sich somit auf eine physikalische Eigenschaft der betreffenden Körper. Sie könnten also durch geeignete Methoden unabhängig von der Pflanze bestimmt werden. Eine solche Bestimmung ist aber bis jetzt, von der Seite der Physik, nicht, oder wenigstens nicht in der Weise ausgeführt worden, dass eine Anwendung auf die Analyse der Turgorkraft möglich wäre. Ich habe

mich dadurch gezwungen gesehen, diese Zahlen selbst zu ermitteln und die erforderlichen Methoden dazu ausfindig zu machen.

Für meinen Zweck, die Analyse der Turgorkraft, reichte es völlig aus, die relative Grösse der Anziehung zu Wasser für die verschiedenen im Zellsaft vorkommenden Stoffe kennen zu lernen, da es sich nur darum handelte, sie mit einander in dieser Beziehung vergleichen zu können. Ich habe deshalb die Anziehung eines willkürlich gewählten Körpers zum Wasser als Ausgangspunkt für meine Untersuchungen angenommen und darauf die Grösse jener Kraft bei anderen löslichen Verbindungen bezogen. Die Methoden, welche ich dabei befolgt habe, zwangen mich, jede einzelne Verbindung stets direct experimentell mit jenem Körper zu vergleichen, und die Wahl des Vergleichsobjectes wurde dementprechend nicht nach theoretischen Principien, sondern nach den Anforderungen des Experimentes getroffen. Diesen entsprach, aus den in meinen „Ursachen der Zellstreckung" S. 11 namhaft gemachten Gründen, am meisten der Kalisalpeter, und so wurde dieses Salz zum Ausgangspunkte meiner Studien erhoben.

Es galt also, für jede im Zellsaft vorkommende Verbindung die Anziehung zu Wasser mit der des Kalisalpeters zu vergleichen. Es konnte dieses entweder derart geschehen, dass die Grösse dieser Anziehungen für eine Lösung der fraglichen Verbindung und eine Salpeterlösung gleicher Stärke gemessen wurde, oder so, dass ich für Lösungen, welche die gleiche Anziehung zum Wasser besassen, den Gehalt an gelöster Substanz bestimmte Ich habe den letzteren Weg gewählt, und also für eine bestimmte, jedoch stets sehr niedrige Concentration einer jeden der wichtigsten im Zellsaft vorkommenden Verbindungen die Stärke derjenigen Salpeterlösung ermittelt, welche mit ihr dieselbe Affinität zum Wasser hat.

Da dieses Verfahren somit bei jedem einzelnen Versuch wiederkehrte, sah ich mich veranlasst, die gesuchten Concentrationen mit einem einfachen Namen zu belegen. Die Wahl der anzuwendenden Bezeichnung war in Verband mit den befolgten Methoden leicht zu treffen. Aus dem nächsten Abschnitte wird man sehen, dass ich jene Concentrationen der Lösungen verschiedener Substanzen aufsuchte, welche mit der Turgorkraft derselben Zelle Gleichgewicht machen, welche also mit derselben Kraft das Wasser anziehen, wie

der Zellsaft der betreffenden Zelle. Solche Concentrationen gleicher Spannung habe ich nun isotonische[1]) genannt; Lösungen solcher Stärke würden also, wenn sie den Zellsaft einer lebendigen Zelle bildeten, die gleiche Turgorkraft liefern. Isotonische Concentrationen sind also solche, in denen die Lösungen verschiedener Substanzen mit derselben Kraft Wasser anziehen, oder mit der gleichen Turgorkraft einer Zelle Gleichgewicht machen.

Aus dieser Bezeichnung ist nun für das Verhältniss zwischen jenen Concentrationen, wie wir bald sehen werden, der Name der isotonischen Coëfficienten abgeleitet.

Jede Verbindung wurde direct mit dem Kalisalpeter verglichen und es konnte somit einfach als Maass für die Grösse der Anziehung einer beliebigen Lösung zum Wasser die Stärke einer mit ihr isotonischen Lösung von Kalisalpeter genommen werden. Umgekehrt werden wir bei den Analysen der Turgorkraft aus der bekannten Stärke einer Lösung und dem isotonischen Coëfficienten des gelösten Körpers jedesmal die absolute Grösse der Anziehung zum Wasser zu berechnen haben, und diese am einfachsten so ausdrücken, dass wir die Stärke einer isotonischen Salpeterlösung angeben. Dieses hat mich veranlasst. auch diese Grösse mit einem besonderen Namen zu belegen, und ich werde dementsprechend die Stärke einer Salpeterlösung, welche dieselbe Anziehung zum Wasser hat wie eine gegebene Lösung eines anderen Körpers, als deren Salpeterwerth bezeichnen. Die Ermittelung dieses Salpeterwerthes für irgend eine Concentration der Lösung einer untersuchten Verbindung war die directe Aufgabe jedes einzelnen Versuches.

Um aber die Salpeterwerthe der Lösungen verschiedener Verbindungen mit einander vergleichen zu können, war es selbstverständlich erforderlich, sie auf gleich concentrirte Lösungen aller Körper umzurechnen. Dabei entsteht aber die Frage, in welcher Form diese Concentration selbst anzugeben ist, ob in der üblichen Weise nach Gewichtsprocenten oder, wie bei titrimetrischen Analysen, nach Aequivalenten, oder endlich, den Anforderungen der heutigen theoretischen Physik entsprechend, in Molecülen? Im Laufe

---

1) Von *ἴσος*, gleich, und *τονος*, Spannung, Turgor.

der Untersuchung zeigte sich nun, dass nur, wenn man den letzteren Weg einschlägt, die Salpeterwerthe gleich starker Lösungen verschiedener Substanzen zu einander in sehr einfachen Verhältnissen stehen, dass also nur auf diesem Wege eine klare Einsicht in die hier obwaltenden Gesetze erlangt werden kann. Wir werden demnach ein für allemal die Anzahl der Molecüle in einem bestimmten Volumen der Lösung und nicht die Anzahl der Gramme gelöster Substanz als das Maass der Concentration betrachten, sobald Lösungen von Substanzen verschiedener Zusammensetzung, also auch von verschiedenem Gewicht der einzelnen Molecüle, mit einander zu vergleichen sind.[1])

Hat man nach diesen Principien die Salpeterwerthe für Lösungen berechnet, welche in dem gleichen Volumen dieselbe Anzahl von Molecülen enthalten, so lässt sich daraus offenbar direct auf die relative Grösse der Anziehung je eines Molecüles zum Wasser schliessen. Es hat sich nun aus meinen Versuchen ergeben, dass die Salpeterwerthe von Lösungen verschiedener Substanzen, welche sämmtlich 0.1 Molecül in Grammen ausgedrückt im Liter enthalten, je einem der folgenden Zahlen nahezu gleich sind: 0.066, 0.10, 0.133, 0.166. Ich hätte nun diese Zahlen ohne Weiteres zu isotonischen Coëfficienten erheben können, und müsste dieses auch thun, wenn ich für den Kalisalpeter die Einheit einsetzen wollte. Ich habe es aber vorgezogen, solches nicht zu thun, sondern die Einheit unserer Coëfficienten so zu wählen, dass diese selbst zu ganzen Zahlen würden. Es veranlasste mich dazu die Erwägung, dass jene Zahlen sich nahezu zu einander verhalten, wie 2 : 3 : 4 : 5. Der genannte Zweck wird somit erreicht, wenn wir den Coëfficienten des Salpeters willkürlich zu 3 wählen. Wir setzen also die Anziehung eines Molecüles Kalisalpeters zum Wasser in verdünnter Lösung = 3; und es wird somit die Anziehung aller übrigen untersuchten Verbindungen pro Molecül

1) Da die Aequivalente zu den Molecülen stets in einfachem Verhältniss stehen, habe ich meine empirischen Lösungen, den Vorschriften der titrimetrischen Methode folgend, nach Aequivalenten dargestellt und sie für die Berechnung des Resultates auf Molecüle umgerechnet.

nahezu gleich 2, 3, 4 oder 5. Diese Zahlen sind es nun, welche ich im Anfange isotonische Coëfficienten genannt habe.

Diesen Erörterungen entsprechend sind also die isotonischen Coëfficienten die Zahlen, welche das Verhältniss zwischen den Salpeterwerthen gleich concentrirter Lösungen anweisen, und da gleich concentrirte Lösungen nach dem oben Gesagten hier solche bedeuten, welche im Liter die gleiche Anzahl Molecüle enthalten, so geben unsere Coëfficienten selbstverständlich die relative Grösse der Anziehung zu Wasser für je ein Molecül (H = 1 Gramm) an. Hierauf gründet sich die S. 427 gegebene Definition und die Berechtigung der Methode, nach der unsere Coëfficienten berechnet worden sind.

Denn hat man durch den Versuch den Salpeterwerth für eine Lösung von 0,1 Molecül gefunden, so braucht man diese Zahl offenbar nur mit 30 zu multipliciren, um den isotonischen Coëfficienten der betreffenden Verbindung zu erhalten.

Die isotonischen Coëfficienten geben also die relative Anziehung der verschiedenen Substanzen (pro Molecül gerechnet) zu Wasser an. Wünscht man für sie eine Einheit, so ist diese offenbar ein Drittel der Anziehung eines Salpetermolecüles zu Wasser. Aus mehrfachen Gründen empfiehlt sich dazu aber auch die Hälfte der Affinität eines Molecüles Oxalsäure, also die Anziehung eines Aequivalenten Oxalsäure zu Wasser. Denn diese Säure stellt nach Mohr[1]) die Grundlage der acidimetrischen Titrirmethode dar, bei der jede Analyse stets auf eine Lösung von 0,1 Aequivalent Oxalsäure bezogen, resp. durch directe oder indirecte Vergleichung der zu analysirenden Lösung mit einer solchen ausgeführt wird. Der isotonische Coëfficient von Oxalsäure ist aber nach S. 428 = 2, der von einem Aeq. Oxalsäure also = 1. Die isotonischen Coëfficienten weisen demnach an, wie viele Aequivalente (= halbe Molecüle) Oxalsäure mit derselben Kraft Wasser anziehen wie ein Molecül der fraglichen Verbindung.

Mittelst unserer isotonischen Coëfficienten lässt sich nun offenbar für eine jede verdünnte Lösung eines beliebigen Körpers die Grösse

1) F. Mohr, Lehrbuch der analytisch-chemischen Titrirmethode.

der Anziehung zum Wasser berechnen, wenn ihre Concentration bekannt ist. Man hat dazu einfach ihren Salpeterwerth zu berechnen — denn dieser gilt uns als das Maass für jene Anziehung. In gemischten Lösungen berechnet man aus der Analyse den Salpeterwerth jeder einzelnen Verbindung, und die Summe dieser Grössen ist offenbar gleich dem Salpeterwerthe der Mischung. Diese Berechnungen werden wir im zweiten Theil näher besprechen und durch Beispiele erläutern; sie bilden die Grundlage einer jeden Analyse der Turgorkraft.

In den folgenden Abschnitten dieses ersten Theiles gebe ich nun zunächst eine kurze Auseinandersetzung der Principien, welche mich bei der Wahl und Ausbildung meiner Methoden geleitet haben, und dann eine detaillirte Beschreibung der einzelnen Methoden und der danach angestellten Versuche. Die Discussion der Resultate trenne ich davon vollständig; sie bildet den Gegenstand des letzten Kapitels, in welchem die Gesetze der isotonischen Coëfficienten und die Beziehungen der durch sie gemessenen Kraft zu anderen physikalischen Kräften erörtert werden.

Abschnitt I.

Principien der Methoden.

Die ganze Untersuchung über die isotonischen Coëfficienten wurde im Dienste der Analyse der Turgorkraft unternommen, und es ergab sich daraus als oberstes Princip, dass die wichtigsten Versuchsbedingungen, wie z. B. der Grad der Verdünnung der Lösung, die Temperatur u. s. w. so viel wie möglich dieselben sein müssten, wie in denjenigen physiologischen Processen, auf welche die Analyse der Turgorkraft später Anwendung finden würde. Weitaus am einfachsten und sichersten wird dieses aber erreicht, wenn wir den Turgor selbst als Grundlage unserer Methode wählen.

Ich habe nun eine Reihe von Erscheinungen aus dem Gebiete des Turgors auf ihre Brauchbarkeit für meinen Zweck geprüft, und es zeigte sich, dass die erforderlichen Bedingungen in zwei Fällen in befriedigender Weise erfüllt waren. Es waren diese die Plasmolyse ausgewachsener Zellen und die Gewebespannung wachsender Organe. Auf diese beiden Erscheinungen liessen sich empfindliche und zuverlässige Methoden gründen, wie ich jetzt auseinandersetzen werde.

Beide Methoden sind physiologische, und vielleicht wird mancher Leser den Einwand machen, dass rein physikalische Eigenschaften der Körper, wie die isotonischen Coëfficienten, auch nach physikalischen Methoden zu erforschen wären. Ich gebe dieses gerne zu, muss aber sogleich hervorheben, dass physiologische Methoden, wenigstens in diesem Falle, mit den besten physikalischen Methoden in Genauigkeit und Sicherheit der Ausführung wetteifern können. Ueberhaupt sind die lebenden Zellen so empfindlich und die Lebenserscheinungen so fein abgestuft, dass man sich nicht wundern darf, wenn mit physiologischen Methoden sogar schärfere und feinere Resultate erhalten werden als mit rein physikalischen. Ich brauche nur auf Engelmann's neueste Untersuchungen mittelst der Bacterien-Methode zu weisen, um die Berechtigung meiner Behauptung durch ein klares und allgemein bekanntes Beispiel zu sichern.

Nach diesen Auseinandersetzungen können wir dazu übergehen, die Grunderscheinungen zu beschreiben, auf welche unsere Methoden zur Bestimmung der isotonischen Coëfficienten gegründet sind. Sie sind, wie bemerkt, der Plasmolyse und der Gewebespannung entlehnt.

Zunächst fassen wir die plasmolytische Methode in's Auge.

Die bahnbrechenden Arbeiten von Pringsheim und Nägeli haben vor nahezu dreissig Jahren in der Contraction des lebendigen Protoplasma von der Zellhaut unter dem Einfluss wasserentziehender, aber die Zellen nicht tödtender Flüssigkeiten eine Erscheinung kennen gelehrt, deren Bedeutung für die wichtigsten Abschnitte unserer Wissenschaft seitdem stetig zugenommen hat[1]). Auf die breite von

---

1) N. Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 1854.

diesen Forschern gelegte Grundlage beruht unsere plasmolytische Methode, wie bereits der Name andeutet. Es war zumal Pringsheim, der die Anwendung von Salzlösungen und die Benutzung schwacher Concentrationen empfahl und die Nothwendigkeit betonte, nicht nur die fertige Erscheinung, sondern vorwiegend deren ersten Anfänge und deren allmäliges Fortschreiten zu studiren, während Nägeli sein Hauptaugenmerk auf die physikalischen Eigenschaften des contrahirten Protoplasma lenkte. Diese Principien sind es, von denen unsere Methode ausgeht; sie sucht die Plasmolyse in möglichst schwach concentrirten Lösungen, vorwiegend von Salzen, auf, und findet ihre Berechtigung in der von Nägeli hervorgehobenen Impermeabilität des Protoplasma.

Wird eine ausgewachsene Zelle in eine starke Salzlösung gebracht, so löst sich bekanntlich der lebendige Plasmaschlauch von der Zellhaut los, und zieht sich auf ein kleineres Volumen zusammen, indem der von ihm umschlossene Zellsaft Wasser an die umgebende Salzlösung abgiebt. Je schwächer die eindringende Lösung, um so geringer ist diese Contraction oder die Plasmolyse. Es lässt sich nun leicht durch Ausprobiren verschieden concentrirter Lösungen bestimmen, welche die schwächste Lösung ist, welche noch gerade zur Abhebung des Protoplasten, sei es auch nur an einer einzigen Ecke, genügt.

Diese Concentrationsgrenze kann man nun für verschiedene Körper ermitteln, z. B. für Kalisalpeter und eine beliebige andere Verbindung, und, wie ich sogleich zeigen werde, ergiebt es sich dann aus einer einfachen Ueberlegung, dass diese beiden Stoffe in jenen Concentrationen genau mit der gleichen Kraft Wasser an-

---

C. Nägeli, Primordialschlauch und Diosmose (Endosmose und Exosmose) der Pflanzenzelle. In den Pflanzenphysiol. Unters. von C. Nägeli und C. Cramer, Heft I, 1855.

Ueber Turgescenz, sowie über osmotische und plasmolytische Erscheinungen vergleiche man ausserdem:

Dutrochet: Mémoires pour servir à l'histoire des végétaux et des animaux. 1837.

J. Sachs, Mechanik des Wachsens, im Lehrbuch der Botanik, 3. u. 4. Aufl.

W. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, Studien zur Zellmechanik, 1877.

de Vries, Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, 1877.

und ferner die in diesen Abhandlungen citirte Literatur.

ziehen. Solche Concentrationen sind also nach unserer Definition (S. 430) als isotonische zu bezeichnen.

Dass nun diese Lösungen dieselbe Affinität zu Wasser besitzen, ergiebt sich aus einer genauen Betrachtung der plasmolytischen Grunderscheinung. Der Protoplast bildet eine allseitig geschlossene Blase, welche den Zellsaft umschliesst, und ist bekanntlich sowohl für die verschiedenen in jenem Safte gelösten Körper als auch für künstliche, von aussen einwirkende Substanzen, so lange diese unschädlich sind, impermeabel. Dagegen lässt er Wasser mit grosser Leichtigkeit durch sich hindurchgehen, und es stellt sich also sehr bald ein Gleichgewichtszustand ein, in welchem die innere und die äussere Lösung das Wasser mit derselben Kraft anziehen. Je mehr Flüssigkeit der inneren Lösung entzogen werden muss, bevor dieser Zustand erreicht ist, um so geringer wird ihr Volumen, um so höher ihre Concentration. In einer plasmolysirten Zelle übt also der Zellsaft dieselbe Anziehung zu Wasser aus, wie die Lösung, in der sie liegt, wenn man wenigstens von der geringen Differenz absieht, welche der Druck des elastisch gespannten Protoplasten auf den Zellsaft ausübt, und welcher also zu der Affinität der äusseren Lösung addirt werden müsste, um völlige Gleichheit zu erlangen.

Jetzt denke man sich zwei einander in jeder Beziehung gleiche Zellen, welche durch Lösungen verschiedener Salze plasmolysirt sind. Es sei die Concentration der letzteren derart gewählt, dass in beiden die Plasmolyse genau den gleichen Grad erreicht hat. Die Concentration und das Volumen der Zellsäfte werden also in beiden Zellen einander gleich sein, also auch die Affinität dieser Säfte zu Wasser. Ebenfalls wird die elastische Spannung der beiden Protoplaste dieselbe sein. Daraus geht hervor, dass die beiden äusseren Lösungen, welche mit der Affinität der Zellsäfte zu Wasser und der elastischen Spannung des Protoplasten in beiden Zellen Gleichgewicht machen, gleichfalls beide mit derselben Kraft Wasser anziehen und dass ihre Concentrationen also isotonische sind.

Ob in zwei Zellen die Plasmolyse denselben Grad erreicht hat, lässt sich aber um so genauer beurtheilen, je geringer die Ablösung von der Zellhaut ist, und am leichtesten, wenn in beiden Zellen nur eine gerade wahrnehmbare Spur von Contraction stattgefunden hat. Aus diesem Grunde wird man in den Versuchen stets die

schwächsten Concentrationen aufsuchen, welche gerade noch Plasmolyse hervorrufen.

Aus den isotonischen Concentrationen lassen sich nun ohne Weiteres die isotonischen Coëfficienten auf die in der Einleitung besprochenen Weise berechnen. Man geht dabei von der Voraussetzung aus, dass die Affinität für Wasser in verdünnten Lösungen, innerhalb der Grenzen unserer Versuche, der Concentration der Lösung proportional, oder mit anderen Worten, für jedes einzelne Molecül von dieser Concentration unabhängig ist. Die Richtigkeit dieser Voraussetzung aber werden wir im folgenden Abschnitt § 4 experimentell beweisen.[1])

Hiermit ist das Princip der plasmolytischen Methode angegeben, die Details der Ausführung wolle man im nächsten Abschnitt vergleichen.

Die Methode der Gewebespannung geht von der folgenden Thatsache aus. Spaltet man den wachsenden Gipfel eines Sprosses der Länge nach in vier möglichst gleiche Theile, so krümmen sich diese augenblicklich, indem das Mark sich verlängert und die Epidermis sich zusammenzieht[2]). Legt man nun einen Streifen in Wasser, so nimmt das Mark dieses rasch auf, die Krümmungen nehmen zu und das Ganze rollt sich häufig zu einer enggewundenen Spirale zusammen. Legt man einen zweiten Streifen in eine starke Salzlösung, so entzieht diese dem Marke einen Theil seines Wassers, der Streifen wird schlaff und verliert seine Krümmung. Zwischen diesen beiden Extremen lässt sich nun eine Concentration ermitteln, in der die Krümmung der Streifen weder zu- noch abnimmt, die Zellen des Markes also weder Wasser aufnehmen noch auch solches verlieren. In dieser Concentration zieht also die Salzlösung mit derselben Kraft Wasser an sich wie das lebendige Markgewebe. Die Wasser anziehende Kraft des turgescenten Gewebes ist nun zwar nicht dieselbe wie die des in seinen Zellen enthaltenen Zellsaftes, sondern um so viel geringer als der elastischen Spannkraft der Protoplaste und der Zellhäute entspricht; jedoch hat dieses auf unsere Erörterung keinen Einfluss.

---

1) Für manche concentrirte Lösungen gilt diese Regel erfahrungsgemäss nicht.

2) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., S. 764 ff.

Hat man nun für zwei verschiedene Salze die Concentrationen ermittelt, in denen die Kreuzstreifen desselben Sprosses weder an Krümmung gewinnen noch verlieren, so sind diese offenbar isotonische Concentrationen, und ist das eine Salz Kalisalpeter, so lässt sich aus ihnen der isotonische Coëfficient des anderen Körpers in der früher besprochenen Weise ableiten. Die Details der Methode findet man im dritten Abschnitt, § 1.

Beide Methoden führen, wie sich erwarten liess, und wie man in den folgenden Abschnitten sehen wird, in der Hauptsache zu denselben Resultaten. Es beweist dieses experimentell, dass unsere Coëfficienten für die Lebenserscheinungen wachsender und ausgewachsener Zellen dieselben sind, und also auf beide Fälle angewandt werden dürfen. Man vergleiche hierüber auch den zweiten Abschnitt, § 5.

Vergleicht man die beiden Methoden mit einander, so haben beide ihre Vortheile, aber auch ihre Nachtheile. Bei der zweiten Methode häuft sich die Wirkung zahlloser Zellen in jedem Streifen von selbst; bei der Plasmolyse beobachtet man immer die einzelnen Zellen und nur, wenn die verschiedenen Zellen desselben Gewebes sehr genau dieselbe Turgurkraft besitzen, lässt sich mit Sicherheit eine Mittelzahl bestimmen. Dagegen ist die Haut der ausgewachsenen Zellen, falls sie überhaupt für die erstere Methode brauchbar sind, starr, und es ändert sich das Volumen der Zelle selbst in der Salzlösung nicht; die Elasticität der Zellhaut, welche bei der zweiten Methode immer mit im Spiele ist, ist hier also völlig ausgeschlossen, die Grunderscheinung also eine viel einfachere. Dazu kommt, dass die Kreuzstreifen aus ungleichnamigen, zum Theil activen, zum Theil passiven Geweben zusammengesetzt sind, was die Erscheinung selbstverständlich erheblich complicirt.

Bei der Beurtheilung beider Methoden spielt aber die Dauer der Versuche eine Hauptrolle. In der plasmolytischen Methode muss das Eintreten des Gleichgewichtszustandes abgewartet werden, in der anderen Methode aber braucht der Aufenthalt in den Lösungen nur gerade so lange zu dauern, bis mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob der Streifen sich auf- oder abrollt, wozu meist wenige Minuten genügen. Aus später zu erwähnenden Gründen ist es nutzlos, die Versuche nach dieser Entscheidung noch weiter fortzusetzen, und es

leuchtet ein, dass dieselbe also getroffen wird, lange bevor das Gleichgewicht zwischen inneren und äusseren Lösungen eingetreten sein kann. Dadurch aber übt die Diffusionsgeschwindigkeit der gelösten Stoffe, d. h. die Geschwindigkeit, mit der sie in das Markgewebe eindringen, einen nicht zu vernachlässigenden Einfluss auf das Resultat aus, demzufolge eigentlich nur für Stoffe, welche annähernd mit derselben Schnelligkeit eindringen wie Kalisalpeter, vollkommen genaue Resultate erhalten werden. Langsam diffundirende Lösungen können am Ende des Versuches im Markgewebe noch nicht dieselbe Concentration erreicht haben, welche sie ausserhalb besitzen, und üben also eine etwas zu schwache Wirkung aus; ihre Affinität zu Wasser wird demnach etwas zu niedrig gefunden. Glücklicherweise ist diese Fehlerquelle nun für eine relativ kleine Anzahl von Verbindungen von wirklichem Einfluss, und für diese Fälle ist die plasmolytische Methode, bei der dieser Fehler selbstverständlich ausgeschlossen ist, unbedingt vorzuziehen.

Das Material für die Methode der Gewebespannung, kräftig wachsende Sprossgipfel, ist nur im Frühjahr und im Hochsommer in genügender Menge zu haben, während die andere Methode in jeder Jahreszeit angewandt werden kann. Endlich ist die erstere auf das Studium neutraler Lösungen beschränkt, indem saure Flüssigkeiten die Protoplaste der wachsenden Zellen viel zu rasch verändern. Die plasmolytische Methode lässt aber, bei geeigneter Wahl der zu plasmolysirenden Zellen, auch die Untersuchung schwacher Säuren und saurer Salze zu.

Aus allen diesen Gründen empfehle ich für spätere Untersuchungen hauptsächlich die plasmolytische Methode als Mittel zur Bestimmung isotonischer Coëfficienten; sie führt immer leicht und sicher zum Zweck und ihre Resultate sind bei genügender Reinheit der Lösungen so genaue, wie man sie zu theoretischen Folgerungen nur wünschen darf.

Zur richtigen Beurtheilung meiner Arbeit möchte ich an dieser Stelle Einiges über den historischen Gang meiner Untersuchung einschalten. Die Ausbildung der plasmolytischen Methode, welche jetzt äusserst einfach ist, ist anfangs auf zahllose Schwierigkeiten gestossen, und es schien mir längere Zeit unmöglich, ihr eine hinreichende Genauigkeit zu geben. Unter diesen Umständen habe ich die

Methode der Gewebespannung versucht, und mit ihr die isotonischen Coëfficienten der wichtigsten Stoffe aus dem Zellenleben ermittelt. Später trat dann die Nothwendigkeit doch an mich heran, die Zahlen auch auf plasmolytischem Wege bestimmen zu können und es gelang mir endlich, die Schwierigkeiten zu beseitigen. Von den verschiedenen denkbaren Formen plasmolytischer Methoden, welche ich ausprobirt habe, bevor mir die Anwendung der sogenannten vergleichenden Methode gelang, hat mich eine zu einigen später zu beschreibenden Resultaten geführt. Diese wird im zweiten Abschnitt, § 3, als Transport-Methode beschrieben werden, ist aber jetzt, nachdem die vergleichende plasmolytische Methode ausgebildet wurde, wegen ihrer sehr unbequemen Ausführung gänzlich bei Seite gestellt.

Dieser historische Gang hat auch in anderer Richtung Einfluss auf meine Versuche ausgeübt. Während der Bestimmungen nach der Methode der Gewebespannung hatte ich noch keinen Grund, zu erwarten, dass die isotonischen Coëfficienten alle in einem so einfachen Verhältnisse zu einander stehen würden; ich bestimmte also nur die Salpeterwerthe für Lösungen gleicher Stärke und zwar diese, wie meine Lösungen dargestellt waren, nach Aequivalenten. Erst, als dieser Theil meiner Arbeit völlig abgeschlossen war, lernte ich die Resultate nach Molecülen berechnen, und die einfache Anordnung der Stoffe nach steigenden isotonischen Coëfficienten führte mich dann zur Erkennung der Gruppen und der zwischen diesen herrschenden Verhältnisse (vergl. S. 428). Diese Erkennung tauchte zuerst in der Form verschiedener Hypothesen auf, und zur Entscheidung über ihre Richtigkeit führte ich dann im Winter nach der plasmolytischen Methode eine Reihe weiterer Bestimmungen aus.

Nachdem einmal das Gesetz der isotonischen Coëfficienten, wenn auch nur hypothetisch, gefunden war, liess sich für jeden zu studirenden Körper im Voraus der isotonische Coëfficient bestimmen und daraus berechnen, welche Concentration zur Plasmolyse in jedem einzelnen Fall erforderlich sein würde. Bei meinen früheren Bestimmungen hatte ich dieses immer durch Vorversuche feststellen müssen, seitdem habe ich solche fast nie wieder angestellt, sondern immer die Lösungen nach der Rechnung direct für die Hauptversuche bereitet. Dass der Erfolg mich dabei niemals täuschte, gab

mir allmälig die Gewissheit, dass die Gesetze der isotonischen Coëfficienten innerhalb der Grenzen meiner Studien, auch für noch nicht studirte Verbindungen volle Gültigkeit haben. Und dass die ohne ihre Kenntniss nach der Methode der Gewebespannung ermittelten Zahlen die Gesetze an und für sich in allen Einzelheiten deutlich erkennen lassen, giebt mir die feste Ueberzeugung, dass sie in ihrem vollen Umfange als rein empirische Gesetze gelten dürfen.

Abschnitt II.

Bestimmung der isotonischen Coëfficienten nach der plasmolytischen Methode.

§ 1. Beschreibung der vergleichenden plasmolytischen Methode.

Lösungen verschiedener Salze, deren Concentration noch gerade hinreicht, um das Protoplasma in den Zellen desselben Gewebes von der Zellhaut an einer kleinen Stelle abzuheben, in diesen Zellen also den geringsten Grad der Plasmolyse hervorzurufen, ziehen das Wasser mit derselben Kraft aus diesen Zellen an und haben demnach die gleiche Affinität zu Wasser. Auf diesen Satz beruht die Anwendung der plasmolytischen Methode zur Bestimmung der isotonischen Coëfficienten; seine Berechtigung habe ich im vorigen Abschnitt dargethan.

Bei der Ausführung der Versuche kommt es also darauf an, jedesmal mit demselben Gewebe jene Concentrationsgrenze für Kalisalpeter und für den zu studirenden Körper zu bestimmen: das Verhältniss dieser beiden Zahlen ist gleich dem Verhältnisse der isotonischen Coëfficienten der beiden Körper, vorausgesetzt, dass die Concentrationen in Molecülen ausgedrückt waren.

Reine Lösungen vorausgesetzt, hängt nun die Zuverlässigkeit, und die erreichbare Genauigkeit dieser Methode vorwiegend, ja fast ausschliesslich von der richtigen Wahl des zur Plasmolyse bestimm-

ten Gewebes ab, und wir wollen also jetzt die Anforderungen kennen lernen, welche an ein solches zu stellen sind.

Die erste Bedingung ist, dass die geringsten Spuren von Plasmolyse leicht und sicher wahrnehmbar sind. Die Durchmusterung von Präparaten, welche mehrere Hundert Zellen enthalten, führt nur bei relativ schwacher (100—200maliger) Vergrösserung zu einem raschen Ueberblick und zur sicheren Beurtheilung des Grades der Plasmolyse in der ganzen Ausdehnung des Präparates. Es muss also bei dieser Vergrösserung in jeder Zelle auf dem ersten Blick zu entscheiden sein, ob ihr Protoplast allseitig der Zellhaut anliegt oder an einer kleinen Stelle sich losgelöst hat. Dieses gestatten in vollständiger Weise, so weit mir bekannt, nur Oberhäute, und unter diesen nur solche mit gefärbtem Zellsaft. In Oberhautszellen kann die Plasmolyse aber hauptsächlich unter zwei verschiedenen Formen anfangen. In dem einen Falle hebt sich der Protoplast zuerst an den Ecken resp. an einer Ecke ab, in dem anderen Falle zunächst auf die Fläche der die Oberhaut nach aussen begrenzenden oder der an das innere Gewebe angrenzenden Wand. Welcher Fall eintreten wird, hängt zum Theil von der Natur der Zellen ab, zum Theil aber von der Art und Weise, wie die Salzlösung eindringt. Präparate, welche parallel mit der Oberfläche des Organes geschnitten sind, werden im ersteren Fall die geringste Spur von Plasmolyse sogleich unter dem Mikroskop verrathen, im letzteren aber nur bei sehr genauer Betrachtung mit scharfer Vergrösserung als plasmolysirt erkannt werden können. Gewebe, welche regelmässig oder auch nur häufig diese letztere Form der Contraction aufweisen, sind also für unsere Methode einfach unbrauchbar.

Findet die erste Ablösung der Protoplaste an einer Ecke der Zelle statt, so sieht man hier das Protoplasma als eine äusserst feine scharfe Linie zwischen dem Zellsaft und der eingedrungenen Salzlösung. Sind beide farblos, so entzieht sich diese Linie der Beobachtung nur zu leicht, ist dagegen der Zellsaft gefärbt, so fällt die schroffe Grenze zwischen der dunklen Farbe dieses Saftes und der farblosen Salzlösung sogleich auf, und es wird die Beobachtung der geringsten Spuren von Plasmolyse zu einer sehr leichten und sicheren Operation.

Eine zweite Bedingung ist, dass die sämmtlichen Zellen des

betreffenden Gewebes in Lösungen desselben Salzes bei genau derselben Concentration in den plasmolytischen Zustand übergehen. In zahlreichen Oberhäuten ist die zur Ablösung des Protoplasten erforderliche Stärke der Lösung in den einzelnen Zellen sehr verschieden, wie man deutlich erkennt, wenn man zahlreiche Präparate in Lösungen desselben Salzes, aber verschiedener, z. B. jedesmal um 0.01 Aeq. höherer Concentration bringt. Der Uebergang ist dann kein plötzlicher, sondern nur ein allmäliger und es liegen zwischen den schwachen Lösungen, welche in keiner Zelle, und den stärkeren, welche in allen Zellen Plasmolyse hervorrufen, eine Reihe solcher, in der nur ein grösserer oder geringerer Theil der Zellen plasmolysirt ist. In diesen Fällen Mittelzahlen zu schätzen, lässt sich nicht mit hinreichender Genauigkeit ausführen; ich fordere deshalb einen solchen Grad der Gleichheit, dass völliger Uebergang sämmtlicher Zellen in den plasmolytischen Zustand bei einem Concentrationsunterschiede von 0.01 bis 0.02 Aeq. Kalisalpeter mit Sicherheit erwartet werden darf. Freilich wird hierdurch die Wahl des Materials in sehr erheblicher Weise beschränkt.

Es ist selbstverständlich, dass sämmtliche zu einem Versuche zu verwendenden Präparate nicht nur von derselben Pflanze, sondern von demselben Organ und in unmittelbarer Nähe von einander geschnitten werden. Es werden dadurch individuelle Unterschiede, welche zwischen verschiedenen Exemplaren und zwischen Organen ungleichen Alters erfahrungsmässig häufig obwalten, völlig ausgeschlossen. Hieraus geht aber die Bedingung hervor, dass die Organe hinreichend gross sein müssen, um jedesmal die erforderliche Anzahl von Präparaten zu liefern.

Endlich sind nur Oberhäute mit grossen Zellen zum bequemen Studium geeignet.

Diesen Anforderungen genügen von den Pflanzen, die ich bis jetzt untersuchen konnte, die folgenden, und zwar der Reihe nach in abnehmendem Maasse:

1. Curcuma rubricaulis, die Epidermis auf der Aussenseite der erwachsenen Blattscheide der dunkelrothen Form dieser Pflanze.

2. Tradescantia discolor, die violetten Zellen der unter-

seitigen Epidermis der Blätter, und zwar nur die Zellen auf und unmittelbar neben dem Mittelnerven.

3. Begonia manicata, die rothen Oberhautszellen der oberen ringförmigen Schuppen der Blattstiele, in der Nähe der Spreite, und die rothen Flecke in der Oberhaut der ganzen Blattstiele, welche um die Basis der Schuppen herum liegen. Aber nur die am stärksten gefärbten Exemplare dieser Art boten mir ein befriedigendes Material.

Die Begonia manicata liefert bei weitem nicht so sichere und so genaue Resultate, wie die beiden anderen Arten, nicht selten kommt es vor, dass eine erhebliche Zahl der mit ihr angestellten Versuche sich bei der Inspection der Präparate als unbrauchbar erweisen. Sie ist aber unerlässlich, wenn es sich um das Studium von Säuren und sauren Salzen handelt.

Diese zur Aufsuchung der schwächsten plasmolysirenden Concentration oder der „plasmolytischen Grenzlösung" bestimmten Pflanzen werde ich Indicatorpflanzen nennen, wie man bei der Titrirmethode die zur Erkennung der Neutralitätsgrenze angewandten Farbstoffe Indicatoren nennt. Bei jedem Versuche ist die zur Anwendung gekommene Indicatorpflanze anzugeben. Ueber die Wahl und die Beurtheilung der Präparate möchte ich hier aber noch einige für sämmtliche Versuche geltende Détails vorausschicken.

1. Curcuma rubricaulis. Die langen steifen Scheiden der Wurzelblätter umfassen die unteren Theile der jüngeren Blätter und verhüllen diese. Nur die älteren Blätter dienten zu meinen Versuchen, welche fast alle im Winter ausgeführt wurden. Die Scheiden sind der Länge nach von zahlreichen dünnen geraden Nerven durchzogen, auf welchen die Oberhautszellen eine mehr gestreckte Form haben als zwischen ihnen. Die mikroskopischen Präparate sind dadurch in eine grössere oder kleinere Anzahl von Fächern getheilt, welche die Durchmusterung des Ganzen in sehr wesentlicher Weise erleichtern, indem man die einzelnen Abtheilungen nach einander der Länge nach durchgehen kann. Die plasmolytische Grenzlösung ist für die Oberhautszellen der Nerven etwas schwächer als für die zwischenliegenden; erstere werden aus diesem Grunde von der Beobachtung ausgeschlossen. Die Zellen selbst sind länglich viereckig oder sechseckig, etwa 0.035 – 0.045 mm lang, die Plasmo-

lyse fängt in ihnen fast stets an einem der beiden Enden an, und die plasmolytische Grenzlösung ist stets für fast sämmtliche Zellen eines Präparates (mit Ausnahme der Oberhautszellen der Nerven) bis auf 0.01 Aeq. Kalisalpeter dieselbe. Nur selten kommt es vor, dass die Grenzlösung nicht mit dieser Schärfe indicirt ist; solche Versuche sind als misslungen zu betrachten.

Da, wie wir später sehen werden, für jeden einzelnen Versuch in der Regel zwölf vergleichbare Präparate erforderlich sind, von denen sechs in die Salpeterlösungen und die sechs anderen in die Lösungen des zu studirenden Salzes gebracht werden, so hat man bei dem Anfertigen der Schnitte sehr auf ihre Vergleichbarkeit zu achten. In erster Linie müssen diese so nahe an einander wie möglich aus dem Blatte geschnitten werden, da die plasmolytische Grenzlösung an verschiedenen Stellen desselben Blattes geringe Differenzen (von etwa 0.01—0.03 Aeq. KNO_3) zeigt. Zu diesem Zwecke zeichne ich auf die Oberfläche der Blattscheide, mit feinem Bleistift oder mit dem Messer, ein längliches Viereck, und theile dieses der Länge nach in zwei und der Quere nach in sechs Theile. Es entstehen zwölf Abtheilungen von gleicher Grösse, welche ich etwa zu 1 qmm wähle; jede Abtheilung liefert, mit dem Rasirmesser vom unterliegenden Gewebe isolirt, ein Präparat. Die sechs Präparate des einen Längsfaches kommen in die Salpeterlösungen, die des anderen in die anderen Lösungen, die der Blattspitze am nächsten liegenden in die schwächsten Lösungen und so der Reihe nach in Flüssigkeiten höherer Concentration. Sind die Concentrationen vorher derart berechnet, dass die sechs Lösungen des zu studirenden Körpers voraussichtlich isotonisch sind mit den sechs Salpeterlösungen, so kommen bei dieser Anordnung jedesmal zwei neben einander geschnittene Präparate in zwei isotonische Lösungen. In einzelnen Versuchen habe ich auch alle Präparate in einer Längsreihe geschnitten und sie der Reihe nach abwechselnd in die Salpeterlösungen und in die Lösungen des anderen Salzes gebracht, in einer Weise, welche ich bei der folgenden Art noch näher beschreiben werde.

2. Tradescantia discolor. Die langen schmalen Blätter dieser Pflanze zeigen auf der Unterseite meist einen deutlichen breiten Mittelnerven. Die Oberhautszellen auf diesem Nerven sind länglich sechseckig und etwa 0.15 mm lang, die auf der übrigen Blattfläche

sind gleichfalls sechseckig, aber isodiametrisch. In den letzteren ist die plasmolytische Grenzlösung in den einzelnen, neben einander liegenden Zellen sehr verschieden, und es kommt dazu häufig eine Abhebung des Protoplasten von der Innenwand, statt von den Ecken der Zellen. Aus beiden Gründen ist nur die Oberhaut auf und unmittelbar neben dem Mittelnerven für die vergleichende plasmolytische Methode brauchbar.

Die Mitte des Mittelnerven führt keine Stomata, die Zellen sind hier äusserst gleichmässig gebaut und haben sehr genau dieselbe plasmolytische Grenzlösung, d. h. die geringsten Spuren von Plasmolyse treten in allen bei genau derselben Concentration ein; die Genauigkeit ist fast ebenso gross wie bei Curcuma. Dasselbe gilt von den Zellenreihen neben dem Mittelnerven, nur dass hier Spaltöffnungen vorkommen. Dagegen sind die Zellen auf und neben der Mitte einander in diesen Beziehungen nicht gleich, und man muss also für jeden einzelnen Versuch entweder die eine oder die andere Art von Zellen wählen. Daraus folgt, dass sämmtliche Präparate für einen Versuch in einer Längsreihe auf oder neben dem Mittelnerven geschnitten werden müssen. Durch feine Querschnitte in Entfernungen von 1—1½ mm werden nun zuerst die Grenzen der Präparate markirt, dann diese mit dem Rasirmesser vom übrigen Gewebe des Blattes getrennt. Der Reihe nach kommen sie nun abwechselnd in die Lösungen des Salpeters und der zu studirenden Verbindung, und zwar von oben nach unten in absteigender Folge der Concentrationen. Bei richtiger vorheriger Berechnung dieser letzteren gelangen also in Lösungen isotonischer Concentration stets Präparate, welche in unmittelbarer Nähe von einander dem Blatte entnommen sind.

Die plasmolytische Grenzlösung ist nicht überall auf dem Mittelnerven dieselbe, sie nimmt von oben nach unten stetig zu, in der Mitte am langsamsten, in der Nähe der Basis ziemlich rasch. Nach sehr zahlreichen Bestimmungen an je einem Blatte nimmt sie in der Mitte auf Entfernungen von 2—3 cm um etwa 0.01 bis 0.02 Aeq. KNO_3 zu. Da nun die ganze Reihe der Präparate zu einem Versuch meist nur 1—2 cm lang ist, und, wie soeben dargethan, gewöhnlich nur einander nahe gelegene Präparate den Ausschlag geben, kann diese Fehlerquelle als unerheblich betrachtet werden, obgleich

sie den Werth der Tradescantia als Indicatorpflanze geringer macht als den der Curcuma.

Tradescantia discolor kann man aber zu jeder Jahreszeit haben, was von Curcuma rubricaulis leider nicht gilt.

Am Rande der Präparate beobachtet man häufig einzelne Zellen mit viel stärkerer Plasmolyse als alle übrigen aufweisen; solche Zellen sterben aus irgend einem Grunde ab und müssen von der Bestimmung der plasmolytischen Grenzconcentration durchaus ausgeschlossen werden. Je länger die Präparate in den Lösungen verweilen, um so grösser wird die Zahl solcher abweichender Zellen, um so stärker ihre Plasmolyse. Daher muss die Dauer dieses Aufenthalts, d. h. also des ganzen Versuches wo möglich auf die Zeit beschränkt werden, welche zum vollständigen Eindringen der Lösungen in alle Theile der Präparate erforderlich ist. Dazu genügen aber meist 1—2 Stunden und ich habe meine Versuche nur in besonderen Fällen länger als 4—6 Stunden dauern lassen. Dieselben Erscheinungen beobachtete ich, wenn auch in viel schwächerem Maasse, bei Curcuma rubricaulis.

3. Begonia manicata. Die Zellen von Curcuma und von Tradescantia eignen sich zur Ermittelung isotonischer Coëfficienten in allen den Fällen, wo man neutrale Verbindungen zu untersuchen hat. Freie Säuren und saure Salze ertragen beide nicht, wenn wenigstens die saure Reaction eine gewisse niedrige Grenze überschreitet. Von sauer reagirenden Substanzen habe ich mit Tradescantia keine, mit Curcuma nur eine Verbindung (einfach saures citronensaures Kalium, $K_2 HC_6 H_5 O_7$) mit Erfolg studiren können; überhaupt ist Tradescantia sauer reagirenden Flüssigkeiten gegenüber viel empfindlicher als Curcuma. Auch alkalische Reaction ertragen beide auf die Dauer nicht.

Es würden dadurch Säuren und saure Salze vollständig von meinen Untersuchungen ausgeschlossen worden sein, wenn ich nicht in Begonia manicata, nach vielfachem Suchen, eine Indicatorpflanze kennen gelernt hätte, welche wenigstens durch schwache Säuren während der Dauer meiner Versuche nicht gefährdet würde. Sie erträgt Säuren und saure Salze, welche schwächer sind als Oxalsäure, stundenlang ohne wirklichen Nachtheil für das Resultat meiner Versuche.

Für stärkere Säuren sowie für freie Alkalien habe ich bis jetzt noch keine Indicatorpflanze ausfindig machen können. Dadurch ist leider eine wichtige theoretische Seite unserer Frage meinen Forschungen entgangen; doch pflegen solche Substanzen glücklicherweise in den lebenden Zellen nicht vorzukommen, und die Kenntniss ihrer isotonischen Coëfficienten ist somit für die Analyse der Turgorkraft nicht erforderlich.

Die Begonia manicata bietet bei weitem nicht ein so reichliches und so gleichmässiges Material, wie Curcuma und Tradescantia, und ich habe sie deshalb nur ausnahmsweise zur Ermittelung der isotonischen Coëfficienten neutraler Verbindungen angewandt.

Während ihres Aufenthaltes in sauren Flüssigkeiten sterben die Protoplaste pflanzlicher Zellen allmälig [1]), um so langsamer je schwächer und verdünnter die Säure ist. Bei stärkeren Säuren tritt der Tod so rasch ein, dass die Bestimmung der isotonischen Concentration völlig unmöglich wird, in schwächeren Säuren halten die Zellen der Begonia aber noch Stunden lang aus, nachdem die Plasmolyse in ihnen bereits eingetreten ist. Wird in dieser Zwischenzeit ein constanter Grad der Plasmolyse erreicht, so weisen die Versuche die isotonische Concentration in der üblichen Weise an und in solchen Fällen können die Bestimmungen also ausgeführt werden. Ist die saure Reaction aber eine so starke, dass sie direct schädlich ist, so wird ein solches Gleichgewicht nicht erreicht, die Protoplaste fahren stets fort, sich zu contrahiren und sich weiter von der Wand abzulösen. In solchen Fällen ist also eine Bestimmung der isotonischen Concentration nicht möglich oder doch sehr ungenau. Auch in schwachen Säuren und sauren Salzen findet später eine solche anhaltende Contraction statt, aber da diese bei Begonia manicata gewöhnlich erst 10—12 Stunden nach dem Anfange des Versuches anfängt, ist sie bei der üblichen Dauer der Experimente (2—4 Stunden) nicht zu befürchten. Controlbeobachtungen nach etwa 10 Stunden haben dann nöthigenfalls den Beweis zu liefern, dass jene Erscheinung während des Versuches noch nicht angefangen hatte. Bei Curcuma und zumal bei Tradescantia fängt jene stetige Contraction in sauren Lösungen fast stets gleich im Anfange des Ver-

1) Eingehende Mittheilungen über diese Erscheinung behalte ich mir für einen anderen Aufsatz vor.

suches an; dies ist einer der Gründe, weshalb diese Arten für das Studium saurer Substanzen, wie gesagt, nicht geeignet sind.

Am Rande der Präparate sterben einzelne Zellen gewöhnlich auffallend schnell, ihre Protoplaste contrahiren sich sehr stark; sie werden von den Beobachtungen stets ausgeschlossen.

Es erübrigt noch, die beiden brauchbaren Zellenformen der Begonia manicata gesondert zu beschreiben.

In der Nähe der Spreite sieht man rings um den Blattstiel einige dunkelrothe, am Rande feine Wimpern tragende, den Blattstiel umfassende Schuppen. Ihre Oberhaut besteht, mit Ausnahme des basalen und des an die Wimpern grenzenden Theiles, aus sehr gleichmässigen, länglich vier- bis sechseckigen Zellen mit tiefrothem Zellsaft. Nur dieser mittlere Theil der Oberhaut wird zur Herstellung der Präparate benutzt, welche nun der Reihe nach abwechselnd in Lösungen von Salpeter und einer anderen Verbindung, und von steigender Concentration gelangen, wie dieses bei den beiden vorigen Arten ausführlicher angegeben wurde.

Weiter nach unten trägt der Blattstiel schmälere kleinere Schuppen, um so kleiner und in um so grösserer Entfernung von einander, je näher man der Basis des Stieles kommt. Am Grunde eines jeden solchen Schuppens sind die Oberhautszellen des Stieles roth gefärbt, während zwischen diesen Flecken die Epidermis farblos ist. Diese rothen Flecken sind nun auf dem mittleren Theile des Stieles einander hinreihend gleich, d. h. haben nahezu dieselbe plasmolytische Grenzlösung und können also für unsere Methode Verwendung finden. In jedem einzelnen Fleck ist die Gleichheit der Zellen keine so grosse, indem die Grenzlösung mit zunehmender Entfernung von dem Schuppen sich ändert. Es werden aus diesem Grunde jedesmal die äusseren und inneren Zellen eines jeden Fleckens ausgeschlossen und zur grösseren Sicherheit in jede Lösung stets zwei oder drei Präparate gebracht. Es braucht nach diesen Bemerkungen wohl keine weitere Ausführung, dass die oberen Schuppen diesen Flecken als Indicatorgewebe weit vorzuziehen sind. Die einzelnen Präparate kommen wieder der Reihe nach, von oben nach unten, in die Lösungen, wie bei den anderen Arten beschrieben wurde.

Bei der Anwendung von Begonia als Indicatorpflanze habe ich es mir zur Regel gemacht, Mittelzahlen aus grösseren Ver-

suchsreihen zu fordern, als bei den meisten Versuchen mit Curcuma und Tradescantia nöthig war.

Ich möchte diesen Paragraphen nicht schliessen, ohne mein Bedauern darüber auszusprechen, dass es mir trotz vielfacher Bemühungen nicht gelungen ist, eine grössere Auswahl von Indicatorpflanzen ausfindig zu machen und namentlich eine solche zu entdecken, welche stärkere Säuren und freie Alkalien zu untersuchen gestattet. Hoffentlich werden Andere hierin glücklicher sein; ich habe in vier Jahren nur diese finden können.

§ 2. Versuche nach der vergleichenden plasmolytischen Methode.

Für diese Versuche habe ich mir kleine Gestelle anfertigen lassen, in denen je sechs kleine Glascylinder in einer Reihe aufgestellt werden konnten. Diese Cylinder waren etwa 1,5—2 cm weit und 10 cm hoch; ihr Volumen war 15—20 CC. In jedes Röhrchen brachte ich 10—15 CC einer Lösung, worauf es gewöhnlich mit einem Stopfen lose geschlossen wurde, um einer Concentrationsänderung durch Verdunstung vorzubeugen. In jede Lösung kam dann das dafür nach § 1 bestimmte Präparat; dieses wurde nicht vorher in Wasser gebracht oder sonst abgewaschen, denn das Volumen der Lösung genügte, um den Inhalt der durchschnittenen Zellen, der sich selbstverständlich mit der Lösung mischte, völlig unschädlich zu machen.

Die Dauer des Aufenthaltes in den Lösungen war in der Regel zwei Stunden, wo nicht, so ist dieses bei den einzelnen Versuchen erwähnt. Die Temperatur war gewöhnlich 13—15° C.; die Versuche sind im Winter im geheizten Zimmer angestellt. Am Schlusse des Versuches wurden die Präparate mikroskopisch untersucht, wobei jedes unter Deckglas in der eigenen Lösung blieb.

Die schwächste zur Plasmolyse erforderliche Concentration wechselt nach den individuellen Blättern und nach der Lage des Präparates auf dem Blatte, überschritt aber in meinen Versuchen mit Curcuma und Tradescantia fast nie die Grenzen 0.10 und 0.16 Aeq. Kalisalpeter. Ich habe deshalb für jeden Versuch die sechs folgenden Lösungen von Kalisalpeter benutzt: 0.10, 0.11, 0.12, 0.13, 0.14, 0.15 Aeq., und diesen in seltenen Fällen 0.16 statt 0.10

zugefügt. Es war durch diese Anordnung eine vorherige Bestimmung der Grenzlösung des betreffenden Blattes überflüssig. Von dem zu untersuchenden Salze wurden gleichfalls sechs Lösungen verschiedener Concentration hergestellt und zwar zumeist derart, dass entweder alle sechs oder doch die beiden mittleren mit den correspondirenden Salpeterlösungen nach vorheriger Berechnung isotonisch waren. Die Berechnung ergiebt sich leicht aus der S. 428 genannten Regel für die isotonischen Coëfficienten.

Die Erfahrung hat gelehrt, dass häufig ein einzelner Versuch zur Ermittelung des Coëfficienten ausreicht; jedoch habe ich deren gewöhnlich wenigstens zwei bis drei angestellt und aus diesen das Mittel genommen, weil ja kleine Versuchsfehler und geringe Unterschiede zwischen den einzelnen auf demselben Blatte neben einander geschnittenen Präparaten nicht immer völlig ausgeschlossen sind.

Die Lösungen habe ich nach Aequivalenten dargestellt, wie solches bei Anwendung der Titrirmethode üblich ist. Es hat dies keinen Nachtheil, weil ja die Concentration nach Molecülen sich aus der nach Aequivalenten stets in so äusserst einfacher Weise berechnen lässt. Bereitung und Controle der Reinheit meiner Lösungen geschahen nach der Titrirmethode; als Grundlage benutzte ich zehntelnormale Oxalsäure, zur Ausmessung von Säuren eine auf jene gestellte Lösung von Kalihydrat. Bei der Darstellung der Titrirflüssigkeiten sowie bei der Ausführung der verschiedenen Operationen habe ich das vorzügliche Werk Mohr's „Lehrbuch der chemisch-analytischen Titrirmethode“ befolgt.

Chemische Reinheit der Lösungen ist selbstverständlich durchaus erforderlich, um richtige Resultate zu erlangen. Ich habe dabei nach bekannten Vorschriften gearbeitet und werde deshalb bei jedem Körper nur kurz die Bereitungsweise anzuführen haben, und verweise im Uebrigen auf Mohr's citirtes Werk, auf Fresenius' „Anleitung zur quantitativen chemischen Analyse“ und auf Würtz' „Dictionnaire de Chimie“, denen ich meine Vorschriften entnommen habe.

Erklärung der Tabellen. Jede Tabelle besteht aus zwei Hälften, die linke enthält die Hauptversuche, die rechte die mit den correspondirenden Präparaten ausgeführten Controlversuche in den

Salpeterlösungen. Jede horizontale Zeile bezieht sich auf Einen Versuch; die verschiedenen Versuche sind zumeist an verschiedenen Tagen und fast immer mit verschiedenen Blättern der Indicatorpflanze angestellt. Von den jedesmal angewandten zwölf Lösungen führe ich nur jene an, welche die gesuchte Grenze umschliessen.

Im Kopfe der Tabellen sind die Namen der untersuchten Verbindungen und darunter die Concentrationen der einzelnen Lösungen nach Aequivalenten (für die Zuckerarten nach Molecülen) aufgeführt. In den correspondirenden Spalten bedeutet *n*, dass die Zellen am Ende des Versuches nicht plasmolysirt waren; *hp*, dass nahezu die Hälfte und *p*, dass sämmtliche oder nahezu sämmtliche Zellen in den plasmolytischen Zustand übergegangen waren. Versuche, in denen nicht leicht zwischen diesen drei Fällen zu unterscheiden war, sind stets von den Tabellen ausgeschlossen worden. In den I. C. überschriebenen Spalten findet man das Resultat jedes einzelnen Versuches, nämlich die schwächste zur Plasmolyse erforderliche Concentration als „Isotonische Concentration“ aus den daneben aufgeführten Beobachtungen abgeleitet. Das Verhältniss der isotonischen Concentration des Kalisalpeters zu der entsprechenden des verglichenen Körpers findet man in der letzten Spalte angegeben, jedoch so, dass hier die Concentrationen nach Molecülen statt nach Aequivalenten gerechnet sind. Um dieses zu erreichen, brauchte man nur den Quotienten aus den in die I. C. überschriebenen Spalten eingetragenen Zahlen mit der Valenz der betreffenden Verbindung zu multipliziren.

Nach dem in der Einleitung Gesagten ist es klar, dass diese „Verhältnisse“ die Salpeterwerthe solcher Lösungen vorstellen, welche im Liter Ein Molecül, in Grammen ausgedrückt, enthalten. Sie brauchen also nur mit dem isotonischen Coëfficienten des Salpeters (3) multiplicirt zu werden, um die Coëfficienten für die untersuchte Verbindung zu ergeben (S. 432). Ich habe nun aus sämmtlichen Versuchen zunächst den Mittelwerth dieses Verhältnisses abgeleitet und daraus den isotonischen Coëfficienten berechnet. Beide Zahlen finden sich unter jeder Tabelle angeführt.

Ich lasse jetzt erst die Versuche mit neutralen, und dann jene mit sauren Lösungen folgen und zwar in einer Reihenfolge, welche sich auf das S. 428 genannte Resultat bezieht.

I. Rohrzucker.

$C_{12} H_{22} O_{11}$. Molec. Gewicht 342.

Die Lösungen wurden aus reinem Kandiszucker durch Auflösen bestimmter Gewichtsmengen in Wasser hergestellt; sie enthielten im Liter so viele Mal 342 Gramm Zucker als über jede Spalte angegeben ist.

Der Kandiszucker enthielt pro Gramm weniger als 1 Milligramm Asche.

Als Indicatorpflanze diente in den beiden ersten Versuchen Curcuma rubricaulis, im letzten Tradescantia discolor. Versuch I dauerte 7 Stunden; Versuch II und III 4 Stunden, doch wurde nach 8 Stunden festgestellt, dass die Lage der gesuchten Concentration sich nicht verschoben hatte.

	Rohrzucker.				Kalisalpeter.				
	0.20	0.22	0.24	I. C.	0.12	0.13	0.14	I. C.	Verhältniss
I	n	hp	p	0.22	n	hp	p	0.13	0.591
II	n	p	p	0 21	n	p	p	0.125	0.595
III	n	p	p	0.21	n	hp	p	0.13	0.619

Im Mittel ist demnach für Rohrzucker:

Das Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . 0.602.

Der isotonische Coëfficient . . . . 1.81.

II. Invertzucker.

Gemenge der isomeren Kohlenhydrate, Dextrose und Levulose, $C_6 H_{12} O_6$. Molec. Gewicht 180.

Nach Sachsse, „Die Eiweisskörper, Kohlenhydrate und Farbstoffe, S. 194“, ist der reducirende Zucker der Pflanzen in allen gut untersuchten Fällen ein Gemenge gleicher Theile Dextrose und Levulose von derselben Natur, wie dasjenige, das bei der Inversion aus Rohrzucker entsteht. Es war aus diesem Grunde wichtig, von

den reducirenden Zuckerarten den Invertzucker zur Bestimmung des isotonischen Coëfficienten auszuwählen.

Reiner aschenfreier Kandiszucker wurde mit etwas Schwefelsäure im Wasserbade bei 50° C. während zwei Tage invertirt, und dann einige Tage bei 15–20° C. aufbewahrt. Aus der farblosen Flüssigkeit wurde die Schwefelsäure durch eine im Voraus berechnete Menge einer gesättigten Barytlösung niedergeschlagen und durch Filtration abgeschieden; die jetzt neutrale Lösung sammt den Waschwässern auf ein bestimmtes Volumen gebracht und der Gehalt an Invertzucker mit Fehling'scher Lösung bestimmt. Es zeigte sich, dass eine vollkommene Inversion stattgefunden hatte, da sämmtlicher benutzter Rohrzucker als Invertzucker zurückgefunden wurde. Aus der klaren aschenfreien 8procentigen Lösung wurden nun durch Verdünnung die erforderlichen Lösungen nach Molecülen hergestellt. Die zweite Horizontalzeile der Tabelle giebt also an, wie viel Mal 180 Gramm Zucker die Lösungen pro Liter enthielten.

Als Indicatorpflanze diente Curcuma rubricaulis. Versuchsdauer 4 Stunden.

	Invertzucker.						Kalisalpeter.					
	0.18	0.195	0.21	0.225	0.24	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	I. C.	Verhältniss
I	—	n	n	hp	p	0.225	—	n	hp	p	0.14	0.622
II	n	hp	p	—	—	0.195	n	p	p	—	0.125	0.641
III	—	n	hp	p	p	0.21	n	hp	p	—	0.13	0.629

Im Mittel ist also für Invertzucker:
das Verhältniss zwischen den isotonischen
Concentrationen . . . . 0.627.
der isotonische Coëfficient . . . . 1.88.

III—V. Essigsaures Kalium, Salpetersaures Natrium, Chlorammonium.

Essigsaures Kalium, $KC_2H_3O_2$. Molec. Gewicht 98.

Reines kohlensaures Kalium und Essigsäure wurden in äquivalenter Menge in Lösung vorsichtig mit einander gemischt, die Kohlen-

säure durch Erwärmen vertrieben und das Gemenge bis zu 0.2 Aeq. verdünnt. Aus dieser Flüssigkeit wurden durch weitere Verdünnungen Lösungen von 0.08 bis 0.15 Aeq. hergestellt und zu den Versuchen benutzt. Da die Lösungen von 0.12, 0.13 und 0.14 Aeq. die Grenze umschlossen, sind nur die mit diesen durchgeführten Versuche in der Tabelle mitgetheilt worden.

Salpetersaures Natrium, $Na NO_3$. Molec. Gewicht 85.

Für jede Lösung wurden die Krystalle in einer abgewogenen Menge in Wasser gelöst.

Chlorammonium, $NH_4 Cl$. Molec. Gew. 53,5.

Das Salz enthielt weder K noch Na und zeigte in bestimmter Menge in Wasser gelöst und mit zehntelnormaler Silberlösung titrirt, den richtigen Gehalt von Cl. Es wurde zu jeder Lösung besonders aufgelöst.

Als Indicatorpflanzen dienten zu den Versuchen I, II und III Curcuma rubricaulis, zu IV und V Begonia manicata und zwar zu IV die Oberhaut der obersten Blattstielschuppen, zu V die rothen Flecke des Blattstieles selbst. Versuchsdauer für I 3 Stunden, für II 4 Stunden und für III—V $2^1/_2$ Stunden.

						Kalisalpeter.				
		0.12	0.13	0.14	I. C.	0.12	0.13	0.14	I. C.	Verhältniss
Essigsaures Kalium . .	I	n	hp	p	0.13	n	hp	p	0.13	1.0
Salpetersaures Natrium	II	n	hp	p	0.13	n	hp	p	0.13	1.0
Chlorammonium	III	n	hp	p	0.13	n	hp	p	0.13	1.0
-	IV	n	n	p	0.135	n	n	p	0.135	1.0
-	V	n	hp	p	0.13	n	hp	p	0.13	1.0

Für diese Salze ist also das Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen 1.0 und der isotonische Coëfficient somit 3.0.

VI. Citronensaures Kalium.

$K_3 C_6 H_5 O_7$. Aequivalentzahl 102. Moleculair-Gewicht 306.

Die Lösung wurde durch vorsichtiges Mischen äquivalenter Mengen von reiner krystallisirter Citronensäure und von reinem kohlensaurem Kalium und Entfernung der Kohlensäure durch Erwärmung dargestellt. Die Citronensäure hinterliess beim Glühen im Platintiegel pro Gramm 1 Milligr. Asche. Ein Aequivalent der Säure in Milligrammen ausgedrückt (0.07 Gramm) erforderten zur Neutralisation genau 10.0 CC. einer zehntelnormalen Kalilösung; ebenso erforderte ein Aequivalent kohlensauren Kaliums, in Milligrammen ausgedrückt (0 069 Gramm), genau 10.0 einer zehntelnormalen Oxalsäure-Lösung. Zur Herstellung der neutralen Lösung wurden die Säure und das kohlensaure Salz in äquivalenten Mengen abgewogen und in Lösung vorsichtig gemischt, damit durch Spritzen kein Verlust entstehe.

Als Indicatorpflanze diente zu den Versuchen I—IV Curcuma rubricaulis, zu V und VI die Oberhaut der Blattstielschuppen und zu VII die rothen Flecke in der Oberhaut eines Blattstieles von Begonia manicata. Versuchsdauer 4—4½ Stunden.

	Citronensaures Kalium.					Kalisalpeter.						
	0.20	0.22	0.24	0.26	I. C.	0.11	0.12	0.13	0.14	0.15	I. C.	Verhältniss × 3
I	—	n	hp	p	0.24	—	n	hp	hp	p	0.135	1.675
II	—	n	n	p	0.25	—	—	n	hp	p	0.14	1.680
III	n	n	p	p	0.23	—	n	hp	p	—	0.13	1.696
IV	n	hp	p	—	0.22	n	n	p	p	—	0.125	1.705
V	n	n	hp	p	0.24	n	n	hp	p	—	0.13	1.625
VI	—	n	n	p	0.25	—	—	n	n	p	0.145	1.740
VII	—	n	n	p	0.25	n	n	hp	p	—	0.13	1.560

Hieraus berechnet sich für das citronensaure Kalium:

das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . . 1,669.

der isotonische Coëfficient . . . . 5.01.

VII. Aepfelsaures Magnesium.

$Mg\,C_4\,H_4\,O_5$. Aequivalentzahl 78. Moleculair-Gewicht 156.

Das Salz wurde durch vorsichtiges Mischen einer Lösung von reiner weisser Aepfelsäure mit einer äquivalenten Menge gereinigten kohlensauren Magnesiums hergestellt; beim vorsichtigen Erwärmen löst es sich zu einer klaren Flüssigkeit auf. Die Aepfelsäure hinterliess beim Verbrennen im Platintiegel pro Gramm zwei Milligramm Asche und enthielt eine Spur von Citronensäure. Das kohlensaure Magnesium war durch wiederholtes Auswaschen mit destillirtem Wasser von anhängenden, in Wasser löslichen Stoffen völlig befreit. Aus der durch vorsichtiges Erwärmen von Kohlensäure befreiten übersättigten Lösung des Aepfelsauren Magnesiums wurden dann durch Verdünnung die erforderlichen Lösungen hergestellt. Sofern auch diese übersättigt waren, hielten sie sich doch einige Tage.

Als Indicatorpflanze diente Curcuma rubricaulis.

Die Versuche dauerten 4—5 Stunden.

	Aepfelsaures Magnesium.						Kalisalpeter.					
	0.36	0.39	0.42	0.45	0.48	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	I. C.	Verhältniss × 2
I	—	—	n	hp	p	0.45	—	n	hp	p	0.14	0.622
II	n	hp	p	—	—	0.39	n	p	p	—	0.125	0.641
III	n	n	p	p	—	0.405	n	p	p	—	0.125	0.622

Hieraus berechnet sich:

das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . . 0.628.

der isotonische Coëfficient . . . . 1.88.

VIII. Schwefelsaures Magnesium.

$MgSO_4$. Aequivalentzahl 60. Molec. Gewicht 120.

Krystalle $MgSO_4 + 7\,H_2O$. Molec. Gewicht 246.

Die Lösungen wurden aus dem reinen Salze durch jedesmaliges Auflösen einer bestimmten Menge in Wasser hergestellt.

Als Indicatorpflanze diente Curcuma rubricaulis; die Versuche

dauerten 4—5 Stunden; in den beiden ersteren Versuchen wurde nach weiteren fünf Stunden festgestellt, dass eine Verschiebung der isotonischen Concentration nicht stattgefunden hatte.

	Schwefelsaures Magnesium.						Kalisalpeter.						
	0.33	0.36	0.39	0.42	0.45	I. C.	0.11	0.12	0.13	0.14	0.15	I. C.	Verhältniss × 2
I	n	n	hp	p	p	0.39	n	n	p	p	—	0.125	0.641
II	n	hp	p	p	—	0.36	n	hp	p	p	—	0.12	0.667
III	—	—	n	n	p	0.435	—	n	hp	hp	p	0.135	0.621
IV	—	—	n	hp	p	0.42	—	—	n	n	p	0.145	0.690

Hieraus berechnet sich für schwefelsaures Magnesium:
das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . . 0.655.
der isotonische Coëfficient . . . . 1.96.

IX.—X. Chlorcalcium und Chlormagnesium.

$CaCl_2$, Aequiv.-Zahl 55.5. Molec. Gewicht 111.

$MgCl_2$, Aequiv.-Zahl 47.5. Molec. Gewicht 95.

Aus den reinen krystallisirten Salzen wurde mittelst zehntelnormaler Silberlösung eine Lösung von genau 0.5 Aeq. hergestellt, und aus dieser durch weitere Verdünnung die zu den Versuchen erforderlichen Lösungen.

Als Indicatorpflanzen dienten zu den Versuchen I und III Curcuma rubricaulis, zu II und IV Tradescantia discolor.

Versuchsdauer 4 Stunden.

		Chloride.						Kalisalpeter.						
		0.16	0.17	0.18	0.19	0.20	I. C.	0.11	0.12	0.13	0.14	0.15	I. C.	Verhältn. × 2
$CaCl_2$	I	—	—	n	p	p	0.185	—	n	n	p	p	0.135	1.459
	II	n	n	p	p	—	0.175	n	n	p	p	p	0.125	1.429
$MgCl_2$	III	—	n	hp	p	p	0.18	—	n	n	p	p	0.135	1.500
	IV	—	n	hp	p	p	0.18	n	n	p	p	p	0.125	1.389

Hieraus berechnet sich das Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen, für $CaCl_2$ zu 1.444 und für $MgCl_2$ zu 1.444. Es sind also die isonischen Coëfficienten 4.33 resp. 4.33.

XI. Citronensaures Magnesium.

$Mg_3(C_6H_5O_7)_2$. Aequivalentzahl 75. Molec.-Gewicht 450.

Von der auch im folgenden Versuche benutzten Citronensäure wurde eine abgewogene Menge in Wasser vorsichtig mit einer aequivalenten Menge gewaschenen und getrockneten kohlensauren Magnesiums, dessen Wassergehalt vorher bestimmt war, gesättigt; nach der Auflösung wurde die Kohlensäure durch Erwärmen vertrieben und die Flüssigkeit auf ein bestimmtes Volumen gebracht. Aus dieser wurden durch Verdünnung die zu den Versuchen bestimmten Lösungen gemacht.

Indicatorpflanze Curcuma rubricaulis. Versuchsdauer $2^1/_2$ Stunden.

	Citronensaures Magnesium.					Kalisalpeter.				
	0.495	0.54	0.585	0.63	I. C.	0.11	0.12	0.13	I. C.	Verhältniss × 6
I	—	n	hp	p	0.585	n	hp	p	0.12	1.231
II	n	n	p	p	0.5625	n	hp	p	0.12	1.280
III	n	hp	p	—	0.54	n	hp	p	0.12	1.333
IV	n	n	p	p	0.5625	n	n	p	0.125	1.333

Hieraus berechnet sich das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen zu 1,294, und der isotonische Coëfficient zu 3.88.

XII. Citronensäure.

$C_6 H_8 O_7'''$. Aequivalentzahl 64. Molec.-Gewicht 192.

Krystalle $C_6 H_8 O_7 + H_2O$. Aequivalentzahl 70. Molec.-Gewicht 210.

Die krystallisirte Citronensäure hinterliess beim Glühen im Platintiegel pro Gramm 1 Milligr. Asche. Ein Aequivalent der Säure in Milligrammen ausgedrückt (0,07 Gramm) erforderte zur Neutralisation genau 10 CC einer zehntelnormalen Kalilösung. Jede Lösung wurde durch Auflösen der erforderlichen Gewichtsmenge in Wasser dargestellt.

Als Indicator dienten die Blattstiele von Begonia manicata, und zwar für Versuch I die Oberhaut der obersten Schuppen, für die übrigen Versuche die rothen Flecke in der Oberhaut der Blattstiele in der Nähe der Schuppen. In den beiden ersten Versuchen wurden die nämlichen Präparate zwei- resp. dreimal durchmustert, es zeigte sich dabei keine Verschiebung in der Grenze der Plasmolyse, woraus zu folgern ist, dass das Resultat nicht von der giftigen Wirkung der Säure beeinflusst wurde.

		Citronensäure.						Kalisalpeter.						
	Dauer in Std.	0.50	0.55	0.60	0.65	0.70	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	0.16	I. C.	Verhältniss × 3
I	2	n	n	hp	p	—	0.60	n	hp	p	p	—	0.13	0.650
	5	n	n	hp	p	—	0.60	—	—	—	—	—	—	0.650
II	2	n	n	p	p	—	0.575	n	p	p	p	—	0.125	0.652
	5	n	n	p	—	—	0.575	—	—	—	—	—	—	0.652
	9	—	n	p	p	—	0.575	—	—	—	—	—	—	0.652
III	3	n	hp	hp	p	p	0.575	n	hp	hp	p	p	0.135	0.704
IV	2	—	—	n	hp	p	0.65	n	n	n	hp	p	0.15	0.692

Hieraus berechnet sich, wenn man von jedem Versuch nur eine Beobachtung verwendet, als Mittelzahl:

das Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . 0.674.

der isotonische Coëfficient . . . . 2.02.

XIII. Weinsäure.

$C_4 H_6 O_6''$. Aequivalentzahl 75. Molec.-Gewicht 150.

Krystallisirt ohne Krystallwasser.

Die krystallisirte Säure hinterlies beim Verbrennen pro Gramm 1 Milligr. Asche; ein Aequivalent, in Milligrammen ausgedrückt (0.075 Gr.), erforderte zur Neutralisation genau 10 CC einer zehntelnormalen Kalilösung. Jede Lösung wurde durch Auflösen der erforderlichen Gewichtsmenge dargestellt.

Als Indicator diente Begonia manicata; für die Versuche I und II die rothen Flecke der Blattstieloberhaut, für III und IV die Oberhaut der obersten ringförmigen Schuppe des Blattstieles.

Die Versuche II und IV zeigen, dass in der 5. bis 9. Stunde des Versuches die Grenze keine Verschiebung erfährt, dass daher der nach zwei Stunden gefundene Werth zu niedrig ist; ich habe diesen deshalb von der Berechnung der Mittelzahl ausgeschlossen.

		Weinsäure.					Kalisalpeter.					
	Dauer in Std.	0.35	0.40	0.45	0.50	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	I. C.	Verhältniss × 2
I	3	n	p	p	p	0.375	n	hp	hp	p	0.135	0.720
II	2	n	hp	p	p	0.40	—	—	—	—	—	0.625
	5	n	p	—	—	0.375	n	p	p	—	0.125	0.667
	9½	n	p	—	—	0.375	—	—	—	—	—	0.667
III	3	—	n	hp	p	0.45	—	—	hp	p	0.14	0.622
IV	2	n	n	p	p	0.425	—	—	—	—	—	0.612
	5	n	p	—	—	0.375	n	hp	p	—	0.13	0.693
	9½	n	p	—	—	0.375	—	—	—	—	—	0.693

Hieraus berechnet sich für Weinsäure, wenn man von jedem Versuch nur die letzte Beobachtung benutzt:

das Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . 0.673.

der isotonische Coëfficient 2.02

XIV. Aepfelsäure.

$C_4 H_6 O_5''$. Aequivalentzahl 67. Molec.-Gewicht 134.

Die krystallisirte Aepfelsäure war nahezu farblos, hinterliess beim Verbrennen im Platintiegel pro Gramm 2 Milligramm Asche und enthielt eine Spur Citronensäure. Es wurde eine Lösung von 1 Aeq. hergestellt und daraus durch Verdünnung die zu den Versuchen erforderlichen Lösungen bereitet.

Als Indicator dienten die rothen Zellen der Blattstiele von Begonia manicata, und zwar in den Versuchen I—III die rothen Flecke in der Oberhaut des Blattstiels, welche sich um die Basen der Schuppen herum befinden, in den Versuchen IV—VI aber die Oberhaut der Schuppen selbst. Nur die grösste den Stiel ringsherum umfassende, der Spreite am nächsten stehende Schuppe wurde benutzt und für jeden Versuch sämmtliche Präparate aus derselben Schuppe genommen.

Jedes in Aepfelsäure getauchte Präparat wurde zweimal untersucht, einmal nach 4—4½, ein anderes Mal nach 9—10 Stunden, in dieser Zeit ist die Grenze, der schädlichen Wirkung der Säure zu Folge, stets um ein Geringes herabgedrückt worden. Es wurde daher aus beiden Beobachtungen das Mittel als der Wahrheit am nächsten entsprechend angenommen. In den Salpeterlösungen findet eine solche Verschiebung nicht statt; hier ist also nur je eine Beobachtung angeführt worden.

		Aepfelsäure.							Kalisalpeter.							
	Dauer in Stunden	0.30	0.35	0.40	0.45	0.50	0.55	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	0.16	I. C.	Verhältn. × 2	Mittleres Verhältn. × 2
I	4	n	n	hp	p	p	—	0.40	n	n	p	p	—	0.135	0.675	0.723
	10	n	hp	p	—	—	—	0.35	—	—	—	—	—	—	0.771	
II	4½	—	—	n	n	p	p	0.475	n	n	n	hp	p	0.15	0.631	0.649
	9½	—	n	n	hp	p	—	0.45	—	—	—	—	—	—	0.667	
III	4½	n	n	hp	p	p	—	0.40	n	hp	p	p	—	0.13	0.650	0.672
	9	—	n	p	—	—	—	0.375	—	—	—	—	—	—	0.693	
IV	4	n	n	n	p	p	—	0.425	n	hp	p	p	—	0.13	0.611	0.677
	10	n	hp	p	—	—	—	0.35	—	—	—	—	—	—	0.743	

	Dauer in Stunden	Aepfelsäure.							Kalisalpeter.						Verhältn. + 2	Mittleres Verhältn. × 2
		0.30	0.35	0.40	0.45	0.50	0.55	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	0.16	I. C.		
V	4½	—	—	n	n	hp	p	0.50	—	n	n	hp	p	0.15	0.600	0.633
	9½	—	n	n	hp	p	—	0.45	—	—	—	—	—	—	0.667	
VI	4½	n	n	n	p	p	—	0.425	n	p	p	p	—	0.125	0.588	0.606
	9	n	n	hp	—	—	—	0.40	—	—	—	—	—	—	0.625	

Hieraus berechnet sich für Aepfelsäure:

das Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen 0.660

der isotonische Coëfficient . . . . 1.98.

XV. Oxalsäure.

$H_2 C_2 O_4$. Aequivalentzahl 45. Molec. Gewicht 90.

Krystalle $C_2 H_2 O_4 + 2 H_2O$. Aequivalentzahl 63. Molec.-Gewicht 126.

Die Oxalsäure war frei von Kali, wie sie als Grundlage titrimetrischer Bestimmungen verwendet wird. Mit den rothen Zellen der obersten Schuppen der Blattstiele von Begonia manicata wurden einige Bestimmungen des isotonischen Coëfficienten in der üblichen Weise vorgenommen, der Versuch aber wegen der schädlichen Wirkung der Säure bald unterbrochen. Die erhaltenen Zahlen schwankten, als ich jugendliche, sehr kräftige, nicht völlig ausgewachsene Blätter im Sommer benutzte, zwischen 2.09 und 2.33, und ergaben im Mittel 2.25. Da diese Zahlen wegen der erwähnten giftigen Wirkung etwas zu gross ausfallen mussten, so kann als Resultat dieses Versuches wenigstens so viel als feststehend betrachtet werden, dass der isotonische Coëfficient für Oxalsäure nahezu derselbe ist als der für die drei anderen organischen Säuren. Da den Versuchen aber aus jenem Grunde die erforderliche Genauigkeit abgeht, führe ich sie nicht weiter an.

XVI. Doppeltsaures citronensaures Kalium.

$KH_2C_6H_5O_7$. Aequivalentzahl $1/3 \times 230$. Molec.-Gewicht 230.

Reine Citronensäure wurde mit $1/3$ Aequivalent kohlensaurem Kali vorsichtig gemischt, die Kohlensäure durch Erwärmen vertrieben, die Mischung auf einen Gehalt von 1 Aeq. der Säure verdünnt, und aus dieser Lösung durch weitere Verdünnung die für die Versuche zu verwendenden Flüssigkeiten bereitet. In der ersten Hälfte der Tabelle giebt also die zweite Horizontalzeile den Gehalt der Lösungen an Säure an, $1/3$ davon ist durch Kali gesättigt.

Indicatoren waren in Versuch I die rothen Flecke der Oberhaut der Blattstiele, in II die oberste Schuppe des Blattstieles von Begonia manicata.

Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden; nach weiteren $5^1/_2$ Stunden war keine Aenderung in dem Grade der Plasmolyse eingetreten.

	Doppeltsaures citronensaures Kalium.				Kalisalpeter.					
	0.42	0.45	0.48	I. C.	0.13	0.14	0.15	0.16	I. C.	Verhältniss × 3
I	n	p	p	0.435	n	n	hp	p	0.15	1.035
II	n	p	p	0.435	n	n	p	p	0.145	1.00

Hieraus berechnet sich:

das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . . 1.017.

der isotonische Coëfficient . . . . 3.05.

XVII. Einfachsaures citronensaures Kalium.

$K_2HC_6H_5O_7$. Aequivalentzahl $1/3 \times 268$. Molec.-Gewicht 268.

Reine Citronensäure wurde mit $2/3$ Aequivalent kohlensaurem Kali vorsichtig gemischt, die Kohlensäure durch Erwärmen vertrieben und die Mischung auf einen Gehalt von 1 Aeq. der Säure verdünnt. Durch weitere Verdünnung wurden hieraus die erforderlichen Lösungen gemacht. In der ersten Hälfte der Tabelle giebt also die zweite Horizontalzeile den Gehalt an Säure in Aeq. an; $2/3$ davon ist jedesmal an Kali gebunden.

Als Indicatorpflanze dienten die rothen Oberhautzellen der Blattstiele von Begonia manicata, und zwar für Versuch I und II die rothen Flecke an der Basis der Schuppe, für III und IV die obere ringförmige Schuppe in der Nähe der Lamina. Zu Versuch V wurde aber Curcuma rubricaulis verwandt; die Erfahrung lehrte, dass diese trotz der sauren Reaction des Salzes zuverlässige Resultate gab.

Versuchsdauer $3^1/_2$—$4^1/_2$ Stunden; in I, III und IV wurde nach weiteren $4^1/_2$ Stunden constatirt, dass die Grenze sich nicht verschoben hatte.

	Einfachsaures citonensaures Kalium.						Kalisalpeter.						
	0.27	0.29	0.31	0.33	0.35	I. C.	0.12	0.13	0.14	0.15	0.16	I. C.	Verhältniss × 3
I	n	n	n	p	p	0.32	—	n	n	hp	p	0.15	1.406
II	n	n	hp	p	p	0.31	—	n	n	p	—	0.145	1 403
III	—	n	n	hp	p	0.33	—	n	n	p	p	0.145	1 318
IV	n	p	p	—	—	0.28	n	p	p	—	—	0.125	1.339
V	n	p	—	—	—	0.28	n	p	—	—	—	0.125	1.339

Hieraus berechnet sich:

das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen . . . . . 1.361.

der isotonische Coëfficient . . . . . . 4.08.

§ 3. Die plasmolytische Transport-Methode.

Ausser nach der vergleichenden Methode kann man die Plasmolyse noch in ganz anderer Weise zur Ermittelung der isotonischen Coëfficienten verwenden. Man bringt dazu geeignete Präparate in eine willkürliche, z. B. schwach plasmolysirende Lösung des zu studirenden Salzes, und nachdem die Protoplaste hier ihre Contraction beendet haben, transportirt man die einzelnen Objecte in Salpeterlösungen verschiedener Concentration. Letztere wählt man so, dass einige stärker und andere schwächer Wasser anziehen als die benutzte Lösung des anderen Körpers, während Eine Salpeterlösung

mit dieser isotonisch ist. Die Protoplaste der in die stärkeren Lösungen gebrachten Zellen werden sich weiter contrahiren, die in die schwächeren Lösungen gekommenen werden sich ausdehnen und nur in der isotonischen Salpeterlösung findet keine Aenderung ihrer Grösse statt. Umgekehrt wird man aus dem Verhalten der Protoplaste nach dem Transport bestimmen können, welche Salpeterlösung mit der Lösung des anderen Salzes isotonisch war.

Diese Methode habe ich zu einigen, im nächstfolgenden Paragraphen mitzutheilenden Versuchen über den Einfluss der Concentration auf den Werth der isotonischen Coëfficienten benutzt. Ich werde sie deshalb jetzt ausführlich beschreiben.

Der vergleichenden plasmolytischen Methode gegenüber hat diese Transportmethode gewisse Vortheile, aber auch schwerwiegende Nachtheile. Der auffallendste Unterschied liegt darin, dass hier jede einzelne Zelle nur mit sich selbst verglichen wird und dass deshalb der Einfluss individueller Unterschiede auf das Resultat völlig ausgeschlossen ist. Speciell für das Studium des Einflusses der Concentration hat sie aber noch weitere Vorzüge. Denn bei diesem Studium kommt es darauf an, Lösungen von z. B. 0.1—0.3 Aeq. Kalisalpeter mit isotonischen Lösungen anderer Salze zu vergleichen. Die plasmolytische Grenzlösung, wie wir sie bei der vergleichenden Methode bestimmten, schwankt bei unseren Indicatorgeweben nur zwischen 0.10—0.16 Aeq. KNO_3, und genügt jener Bedingung also nicht [1]). Wenn aber jede einzelne Zelle nur mit sich selbst verglichen wird, so ist Gleichheit der verschiedenen Zellen unter sich keine Bedingung mehr, und wir dürfen also jetzt als Indicator ein Gewebe mit sehr ungleichen Zellen wählen und aus diesem Zellen resp. Präparate aussuchen, deren einige bereits durch etwa 0.10 Aeq. KNO_3, andere erst durch 0.2 und noch andere erst durch 0.3 Aeq. KNO_3 plasmolysirt werden. Diese drei Gruppen eignen sich dann zu den Versuchen bei verschiedener Concentration.

Der wesentlichste Nachtheil der Transportmethode liegt in dem

---

1) Bei Tradescantia discolor würde allerdings die Basis des Mittelnerven die Vergleichung stärker concentrirter Lösungen gestatten, jedoch scheint die Empfindlichkeit und die Gleichmässigkeit jener Zellen zu wünschen übrig zu lassen.

Umstand, dass die Protoplaste bei stundenlangem Aufenthalt in den Salzlösungen immer weniger empfindlich werden, und zumal von ihrem Vermögen, sich in verdünnterer Lösung wieder auszudehnen, immer mehr einbüssen. Aus diesem Grunde gestehe ich ihr zur Ermittelung der isotonischen Coëfficienten in gewöhnlichen Fällen nur eine untergeordnete Bedeutung zu.

Um die Grösse der Protoplaste vor und nach dem Transporte in die zweite Lösung vergleichen zu können, mache ich von jedem Präparat mit der Camera lucida eine Zeichnung, in der zumal die Protoplaste genau eingetragen sind. Selbstverständlich zeichne ich sie erst, nachdem sie hinreichend lange Zeit in der ersten Lösung verweilt haben, um hier constante Grösse zu erreichen. Nach dem Aufenthalt in der zweiten Lösung wird dann die eventuell geänderte Grösse der Protoplaste wiederum mittelst der Camera lucida mit jener Zeichnung verglichen. Als Material diente dabei stets die violette Oberhaut der Blattunterseite von Tradescantia discolor, mit Ausnahme der auf oder neben dem Mittelnerven liegenden Partien.

Damit wäre das Princip der Methode angegeben und wir können jetzt zu der ausführlichen Beschreibung der Versuche und der kritischen Betrachtung der möglichen Fehlerquellen übergehen.

Die Ausführung der Versuche nach der Transportmethode geschah in folgender Weise. Mikroskopische Präparate aus der genannten Blattoberhaut wurden in grösserer Anzahl in kleine, mit einem Stopfen lose verschlossene Glascylinder von etwa 20 CC Inhalt gebracht, welche etwa zur Hälfte mit der zu verwendenden Lösung gefüllt waren. Die Lösung wurde nach $1/4$ bis $1/2$ Stunde erneuert. Nach 2—4 Stunden hatte die Contraction der Protoplaste, wie Vorversuche lehrten, in allen Zellen ihr Ende erreicht und es wurden jetzt die Präparate durchmustert und dasjenige ausgewählt, welches die gleichmässigste, zugleich aber die schwächste noch scharf wahrnehmbare Plasmolyse zeigte. Von der geeignetsten Zellengruppe (meist 30—50 Zellen enthaltend) wurde jetzt mit der Camera lucida eine genaue Zeichnung des Zellennetzes und der Form und Grösse der einzelnen Protoplaste entworfen, während das Präparat unter Deckglas in derselben Salzlösung lag wie vorher. Nun wurde es in die Lösung eines anderen Salzes gebracht,

von der in einem ähnlichen Cylinderglase wiederum etwa 10 CC angewandt wurden. Unter diesen Umständen konnte die in dem Präparate befindliche Lösung des ersteren Salzes, welche in dem zweiten selbstverständlich hinausdiffundirte, völlig vernachlässigt werden. Nach weiteren 2—4 Stunden wurde das Präparat herausgenommen, und unter Deckglas in derselben Lösung liegend, Zelle für Zelle mit der Zeichnung verglichen. In jede Zelle wurde eingeschrieben, ob der Protoplast sichtlich grösser oder kleiner geworden war, oder sich nicht merklich geändert hatte. In Fällen des Zweifels wurde nichts eingeschrieben; solche Zellen erhielten daher keinen Antheil an das Resultat. Die Anzahl der zu jeder dieser drei Gruppen gehörigen Zellen findet sich in den folgenden Tabellen verzeichnet.

Die beim Zeichnen angewandte Vergrösserung war $\frac{110}{1}$; die Grösse der Zellen selbst änderte sich während des Aufenthaltes in der zweiten Lösung nie.

Folgende Punkte verdienen noch eine eingehendere Besprechung.

Die Wahl der Concentrationen. Es ist selbstverständlich, dass eines der beiden Salze, in welche ein Präparat gebracht wird, jedesmal der Kalisalpeter ist, weil wir ja die Beziehung des zu untersuchenden Salzes zu diesem prüfen wollen. Ob es in diesen zuerst oder zuletzt kommt, ist ziemlich gleichgültig; da die Erfahrung über seine Unschädlichkeit für das lebendige Protoplasma aber eine viel grössere und sicherere ist, als für manche der anderen Salze, habe ich es in den meisten Versuchen als erste Lösung angewandt.

Durch Vorversuche, oder aus den Seite 428 mitgetheilten Zahlen, liessen sich ungefähr die zur Plasmolyse erforderlichen Concentrationen der beiden Salze bestimmen. Es wurde nun das eine Salz in jeder Versuchsreihe in einer, das andere in zwei bis fünf verschiedenen Concentrationen angewandt und die letzteren so gewählt, dass ihr mittlerer Werth voraussichtlich mit der einzigen Concentration des anderen Salzes isotonisch war. Ob der Kalisalpeter oder das zu untersuchende Salz in wechselnder Concentration angewandt wird, ist dabei gleichgültig; aus praktischen Gründen habe ich aber gewöhnlich nur eine Concentration des zu erforschenden Salzes und mehrere des Kalisalpeters angewandt.

Die Differenz zwischen den auf einander folgenden Concentrationen der zu demselben Versuch angewandten Salpeterlösungen war 0.01 bis 0.02 Aeq., also ebenso gross oder fast ebenso gross wie bei den Versuchen nach der vergleichenden Methode. So äusserst geringe Differenzen lassen aber noch mit voller Sicherheit wahrnehmbare Unterschiede in der Grösse der Protoplaste erkennen, wenigstens wenn man dazu die geeigneten Zellen auswählt. Wir wollen deshalb nun diesen Punkt etwas genauer betrachten.

Die Wahl des Präparates. Es ist von hervorragender Wichtigkeit, nur solche Zellen für die Beobachtung zu wählen, in denen die Abhebung des Protoplasma von der Zellhaut nicht nur sich scharf wahrnehmen lässt, sondern auch eine möglichst schwache ist. Denn nur hier können geringe Unterschiede in der Concentration deutlich sichtbare Grössenänderungen des Protoplasten hervorrufen. Ist der Grad der Plasmolyse ein solcher, dass der Protoplast als Kugel frei in der Mitte der Zelle liegt, so sind die Umstände für die Wahrnehmbarkeit einer geringen Aenderung der Grösse offenbar möglichst ungünstige. Ist die Plasmolyse so gering, dass dass Protoplasma nur an einer Stelle von der Wand abgehoben ist, sonst dieser aber noch dicht anliegt, so wird sich die Grössenänderung des ganzen Protoplasten durch die Vor- oder Zurückschiebung dieser einzelnen Stelle verrathen, und also viel schärfer wahrnehmbar sein.

In dieser Hinsicht bietet nun die Oberhaut der Unterseite der Blätter von Tradescantia discolor den Vortheil, dass die zur Plasmolyse gerade erforderliche Concentration für verschiedenen Stellen desselben Blattes entnommene Präparate nicht genau dieselbe ist. Ich bringe deshalb für jeden Versuch von möglichst verschiedenen Theilen des Blattes Präparate in die Lösung, und finde darunter dann leicht welche mit dem erwünschten Grade der Plasmolyse. Die Zellen auf und in der Nähe des Mittelnerven, welche für die vergleichende Methode wegen ihrer grossen Gleichmässigkeit die einzig brauchbaren sind, werden aus demselben Grunde hier immer so viel wie möglich ausgeschlossen.

Die Zellen der Tradescantia discolor bieten den weiteren Vortheil, dass die Abhebung des Protoplasma von der Zellhaut gewöhnlich seitlich stattfindet und also mit voller Schärfe wahrnehm-

bar ist. Bisweilen findet man aber, zumal in den Lösungen weniger diffusibler Stoffe, dass die Abhebung auf der oberen oder unteren Wand der Oberhautszellen anfängt, und also keine Stelle des Zelllumens unter dem Mikroskope farblos erscheint. Solche Zellen dürfen nur in besonderen Fällen für die Beobachtung gewählt werden. Zellen, in denen keine Plasmolyse in der ersten Lösung eingetreten ist, sind gleichfalls auszuschliessen, mit Ausnahme des Falles, wo sie in der zweiten Lösung, wenn diese grössere Anziehungskraft für Wasser besitzt, in den plasmolytischen Zustand übergehen. Sie bilden dann gerade den höchsten Grad von Sicherheit, welche bei dieser Methode überhaupt zu erreichen ist. Dasselbe gilt für solche Zellen, welche beim Transport aus einer relativ stärkeren Lösung in eine schwächere ihre Plasmolyse vollständig ausgleichen. Zur Auswahl solcher Zellen für die Zeichnungen gehört aber eine ziemlich grosse Uebung.

Die Beurtheilung der Präparate, nach dem Aufenthalt in der zweiten Lösung. Die Vergleichung der Zellen am Ende des Versuches mit den vorher von ihnen gemachten Zeichnungen ist in vielen Fällen eine sehr leichte. Je schwächer die Plasmolyse, je empfindlicher die Protoplaste, und je grösser der Unterschied in der wasseranziehenden Kraft der beiden zu vergleichenden Lösungen war, um so klarer tritt das Resultat hervor. Bei geringen Concentrationsunterschieden und wenig empfindlichen Protoplasten treten aber gewisse Fehlerquellen ins Gewicht, welche wir jetzt besprechen wollen.

Die erstere ist die Abrundung und Lagenänderung der Protoplaste während des Aufenthaltes in der zweiten Lösung. Die Protoplaste der violetten Blattoberhaut der Tradescantia discolor kleben bei anfangender Plasmolyse längere Zeit an die Zellhaut, auf die Dauer heben sie sich aber immer mehr von dieser ab. Dadurch nähern sie sich immer mehr der Kugelform und diese Formänderung kann sehr leicht dazu führen, dass es unmöglich ist, zu unterscheiden, ob sie ihre Grösse geändert haben oder nicht. Solche Zellen sind also von der Berechnung des Resultates auszuschliessen.

Eine weitere Fehlerquelle liegt in dem Umstande, dass die Protoplaste im plasmolytischen Zustande allmälig weniger dehnbar werden, schon lange, bevor sie eine sichtbare Spur von eintretendem

Tode zeigen. Sie behalten dabei die Fähigkeit, bei zunehmender Concentration sich zusammenzuziehen, aber reagiren auf eine Abnahme der Concentration nicht mehr durch eine entsprechende Grössenzunahme, und wenn der Concentrationsunterschied ein grösserer ist, platzen sie und sterben und entziehen sich dadurch der Beobachtung. Die Versuche, in denen die Concentration der zweiten Lösung also eine höhere ist als die der ersteren, geben dadurch weit schärfere Resultate als die, in denen das Umgekehrte der Fall ist und würden aus diesem Grunde vorzuziehen sein, wenn nicht andere Umstände gerade den in zweiter Linie genannten Versuchen eine grössere Beweiskraft beilegten. Es sind dies folgende: Wenn die Dauer des Aufenthaltes in der ersten Lösung nicht eine so lange war, dass in allen Zellen das in jener Lösung mögliche Maximum der Concentration der Protoplaste erreicht werden konnte, so wird auch dann, wenn die zweite Lösung mit der ersteren isotonisch ist, eine weitere Zunahme der Plasmolyse eintreten können. Letztere würde also unter solchen Umständen nichts beweisen, während eine Ausdehnung der Protoplaste auch unter diesen Umständen völlig beweisend ist.

Ist ferner die zweite Lösung eine dem Leben der Zellen nicht völlig unschädliche, z. B. eine solche, welche den Zutritt des freien Sauerstoffes bedeutend erschwert, so werden die am meisten empfindlichen Protoplaste anfangen zu sterben, und ist die betreffende Lösung eine schwer diffundirende, so werden sie demzufolge allmälig kleiner werden. Es ist häufig schwer, an einer solchen Zelle den anfangenden Tod zu erkennen, und bei den Versuchen mit Zuckerlösungen habe ich diese Fehlerquelle nicht immer vollständig vermeiden können.

Es ist selbstverständlich, dass nur völlig neutrale Lösungen und solche, welche keine Spur kohlensaurer Salze enthalten, Verwendung finden dürfen; ich habe meine Salze mit besonderer Rücksicht auf diesen Punkt umkrystallisirt und mich dann dadurch von ihrer Reinheit versichert, dass ich prüfte, ob die violetten Zellen von Tradescantia discolor bei zweitägigem Aufenthalt in den Salzlösungen eine Spur von Blaufärbung ihres Inhaltes zeigten. Nur wo solches nicht der Fall war, konnte das Salz als rein betrachtet werden.

Die Dauer des Aufenthaltes in der ersteren Lösung muss also stets eine so lange sein, dass die Contraction der sich ablösenden Protoplaste ihr in dieser Lösung mögliches Maximum erreicht, und auch nicht länger, um die Protoplaste so wenig wie möglich von ihrer Empfindlichkeit einbüssen zu lassen. Zwei bis vier Stunden zeigten sich hierzu in der Regel als das Zweckmässigste. In der zweiten Lösung liess ich die Präparate nur so lange, bis eine sichere Entscheidung eintrat, was häufig bereits nach einer Stunde der Fall war.

Die Empfindlichkeit der beschriebenen Methode lässt sich in sehr einfacher Weise prüfen, wenn man als zweite Lösung dasselbe Salz wählt wie für die erste. Es wird sich dann zeigen, welche Aenderungen in der Grösse der Protoplaste einer genau bekannten Aenderung in der Concentration folgen. Ich führe zwei solche Versuche an, welche ich mit Kalisalpeter angestellt habe. In dem ersten Versuch wurden die Präparate aus der violetten Blattoberhaut von Tradescantia discolor zunächst in fünf Lösungen verschiedener Concentration gelegt, nach einem Aufenthalte von 4 bis 6 Stunden gezeichnet und sämmtlich in eine Lösung von 0.20 Aeq. KNO_3 übergebracht. Jedes Präparat kam dabei in ein besonderes Röhrchen mit etwa 10 CC. der Lösung. Nach weiteren 4—6 Stunden wurden die Präparate mit den Zeichnungen vergleichen, und das Resultat in folgende Tabelle zusammengestellt:

Aus KNO_3	Gebracht in KNO_3	Verhältniss	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse: zugenommen.	gleichgeblieben.	abgenommen.
0.16 Aeq.	0.20 Aeq.	0.8	0	7	21
0.18 -	0.20 -	0.9	0	38	11
0.20 -	0.20 -	1.0	2	40	1
0.22 -	0.20 -	1.1	21	30	3
0.24 -	0.20 -	1.2	28	13	2

Die drei letzten Spalten geben an, in wie vielen Zellen die Protoplaste ihre Grösse wirklich verändert oder deutlich nicht ver-

ändert hatten; zweifelhafte Fälle sind so viel wie möglich ausgeschlossen.

Bei der Betrachtung der Tabelle zeigt sich:

1. Dass nur bei unveränderter Concentration nahezu sämmtliche Protoplaste gleichgeblieben sind, während bei abnehmender Concentration eine Ausdehnung, bei zunehmender eine Zusammenziehung beobachtet wurde. Und zwar in um so zahlreicheren Zellen, je grösser die betreffende Aenderung der Concentration war.

2. Dass in allen fünf Versuchen eine merkliche Anzahl von Protoplasten keine Veränderung wahrnehmen liess, und zwar um so zahlreichere, je geringer die Concentrationsdifferenz war. Es sind dies offenbar die weniger empfindlichen Zellen und solche, in denen die Form der Ablösung von der Zellhaut der Beobachtung geringer Grössendifferenzen ungünstig war.

Hieraus ergiebt sich also die Regel, dass man bei Versuchen nach dieser Methode vorwiegend darauf zu achten hat, ob eine erhebliche Anzahl von Zellen Zu- oder Abnahme der Grösse ihrer Protoplaste erkennen lässt, während die Zahl derjenigen Zellen, in denen eine solche entscheidende Beobachtung nicht gemacht werden kann, nur von untergeordneter Bedeutung ist.

Je näher man einander die Concentrationen der angewandten Lösungen rückt, um so weniger scharf wird selbstverständlich die Grenze und dieses gilt aus früher namhaft gemachten Gründen, hauptsächlich auf der Seite, wo bei abnehmender Concentration eine Ausdehnung der Protoplaste erwartet wird. Folgender Versuch zeigt dieses:

Aus KNO_3	Gebracht in KNO_3	Verhältniss	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse:		
			zugenommen.	gleichgeblieben.	abgenommen.
0.16 Aeq.	0.18 Aeq.	1.12	0	21	27
0.16 -	0.17 -	1.06	0	44	11
0.16 -	0.16 -	1.0	0	44	1
0.16 -	0.15 -	0.94	7	34	6
0.16 -	0.14 -	0.87	37	12	0

Die Anordnung des Versuches war dieselbe wie in dem ersteren, ebenso das Resultat, mit Ausnahme des vierten Präparates. Hier hatten die Zellen auf einen Transport aus 0.16 Aeq. KNO_3 in 0.15 Aeq. desselben Salzes nicht in entscheidender Weise reagirt. Dagegen war auf den Transport in eine 0.01 Aeq. stärkere Lösung eine sehr deutliche Contraction eingetreten. Dieser Unterschied in der Schärfe der beiden Grenzen ist offenbar eine Folge davon, dass die Protoplaste einer nachträglichen Ausdehnung weit grösseren Widerstand entgegensetzen als einer fortschreitenden Contraction. Bei dem Studium des Einflusses der Concentration auf den Werth der isotonischen Coëfficienten wird diese Erfahrung uns bei der Verwerthung der Versuche von grossem Nutzen sein.

Als Beispiel zu dieser Methode führe ich einen Versuch mit Chlorkalium an. Das Salz war durch Umkrystallisiren gereinigt und zu einer Lösung von 0.20 Aeq. (= 0.20 Molec.) in destillirtes Wasser aufgelöst. Die Präparate kamen zuerst in verschiedene Lösungen des Kalisalpeters, dann aber, nachdem die erforderliche Anzahl von Zellen gezeichnet war, je in ein etwa 10 CC dieser Chlorkaliumlösung enthaltendes Röhrchen. Nach weiteren zwei Stunden wurden sie mit den Zeichnungen verglichen und es ergab sich folgendes Resultat:

Chlorkalium.

Aus KNO_3	Gebracht in KCl	Verhältniss	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse:		
			zugenommen.	unverändert.	abgenommen.
0.16 Aeq.	0.20 Aeq.	0.8	0	10	20
0.18 -	0.20 -	0.9	0	16	20
0.20 -	0.20 -	1.0	0	28	0
0.22 -	0.20 -	1.1	28	35	0
0.24 -	0.20 -	1.2	19	14	0

Die Lösungen von 0.20 Aeq. Chlorkalium und 0.20 Aeq. Kalisalpeter sind somit isotonisch; und da das Verhältniss zwischen beiden = 1 ist, so ist der isonische Coëfficient des Chlorkaliums = 3.0.

Weitere Versuche habe ich u. A. mit neutralem oxalsaurem und weinsaurem Kali angestellt; sie führten für beide Salze zu einer Bestätigung des Satzes, dass für die isotonischen Coëfficienten nach der plasmolytischen Methode dieselben Werthe gefunden werden, wie nach der Methode der Gewebespannung, brauchen hier aber nicht weiter angeführt zu werden.

§ 4. Einige Versuche zur Kritik der Methode.

Bei der Berechnung der isotonischen Coëfficienten haben wir stets stillschweigend angenommen, dass die Affinität gelöster Körper zu Wasser in verdünnten Lösungen innerhalb der Grenzen unserer Versuche der Concentration proportional sei, dass also unsere Werthe, welche bei zwischen 0.10 und 0.16 Aeq. Kalisalpeter wechselnden Concentrationen bestimmt sind, ohne Weiteres mit einander verglichen werden dürfen.

Bei der Anwendung unserer Coëfficienten zur Analyse der Turgorkraft werden wir ferner annehmen, dass sie bei sämmtlichen, in den Zellen vorkommenden Concentrationen ihre Gültigkeit behalten, also innerhalb von etwas weiteren Grenzen, und zumal bei verdünnteren Lösungen dieselben bleiben. Und da ferner die Zellsäfte stets Gemenge verschiedenartiger Verbindungen sind, werden wir anzunehmen haben, dass die einzelnen Stoffe auch in gemischten Lösungen ihre isotonischen Coëfficienten behalten.

Obgleich diese beiden Sätze an und für sich wohl kaum Zweifeln unterliegen werden, habe ich doch eine Reihe von Versuchen durchgeführt, um ihnen eine experimentelle Grundlage zu sichern.

Versuche über den Einfluss der Concentration auf den Werth der isotonischen Coëfficienten. In sehr verdünnten Lösungen, wie sie zu unseren Versuchen dienten, darf man annehmen[1]), dass der Raum, den die Molecüle des gelösten Körpers einnehmen, gegenüber dem des Lösungsmittels verschwindend klein sei, und dass die einzelnen Substanzmolecüle somit hinreichend weit von einander entfernt sind, um in ihrer Anziehung zum Lösungsmittel nicht von einander beeinflusst zu werden. So lange diese Bedin-

1) Vergleiche L. C. Schwab: Bijdrage tot de kennis der estervorming. Diss. Amsterdam 1883, S. 5—13.

gung erfüllt ist, ist die Anziehung des gelösten Körpers einfach gleich der Summe der Anziehungen seiner Molecüle, und also der Zahl dieser Molecüle in der Einheit des Volumens, d. h. der Concentration, proportional. In concentrirteren Lösungen rücken die Substanzmolecüle einander näher, und üben auf einander Wirkungen aus, welche jene Proportionalität aufheben können, und ich habe mich überzeugt, dass hoch concentrirte Lösungen verschiedener Salze, welche nach unseren Coëfficienten als isotonisch berechnet waren, in sehr verschiedenem Grade plasmolysirend wirkten.

Die folgenden Versuche sind nicht bestimmt, die Grenze zu ermitteln, bis zu der unsere Coëfficienten noch eine hinreichende Genauigkeit besitzen, sondern nur zu zeigen, dass innerhalb der Grenzen unserer Versuche und ihrer Anwendung auf die Analyse der Turgorkraft, die Concentration keinen Einfluss auf ihre Resultate ausübt. Die Versuche wurden, theils mit schwefelsaurem Kalium, theils mit Rohrzucker, nach der Transportmethode ausgeführt. (Vergl. § 3.)

I. Schwefelsaures Kalium.

K_2SO_4. Aequivalentzahl 87. Molec.-Gewicht 174.

Die Lösungen wurden jede durch Auflösen einer abgewogenen Menge reiner Krystalle zu einem bestimmten Volum in Wasser dargestellt.

Die Versuche wurden genau in der im vorigen Paragraphen beschriebenen Weise ausgeführt. Zur Plasmolyse dienten die violetten Zellen der unterseitigen Oberhaut eines Blattes von *Tradescantia discolor*. Auf demselben Blatte findet man Stellen, wo die Grenze der Plasmolyse bei 0.1 Aeq. Kalisapeter und andere, wo sie bei 0.2 Aeq. liegt; an der Basis steigt diese Grenze sogar auf 0.25 Aeq. KNO_3. In jede einzelne Lösung wurden nun sehr verschiedenen Stellen entnommene Präparate gebracht und nach etwa zwei Stunden daraus diejenigen ausgesucht, deren Zellen den schwächsten Grad der Plasmolyse zeigten.

In den Spalten der Verhältnisse habe ich diese sogleich auf Molecüle berechnet.

I. 0.2 Aeq. Schwefelsaures Kalium.

Aus KNO_3	Gebracht in K_2SO_4	Verhältniss × 2	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse: zuge-nommen.	nicht verändert.	abge-nommen.
0.11 Aeq.	0.20 Aeq.	1.1	1	6	16
0.12 -	0.20 -	1.2	1	6	25
0.13 -	0.20 -	1.3	1	37	2
0.14 -	0.20 -	1.4	21	27	0
0.15 -	0.20 -	1.5	26	25	1

II. 0.3 Aeq. Schwefelsaures Kalium.

Aus KNO_3	Gebracht in K_2SO_4	Verhältniss × 2	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse: zuge-nommen.	nicht verändert.	abge-nommen.
0.165 Aeq.	0.30 Aeq.	1.1	0	6	39
0.18 -	0.30 -	1.2	0	21	25
0.195 -	0.30 -	1.3	5	56	4
0.21 -	0.30 -	1.4	3	52	4
0.225 -	0.30 -	1.5	10	35	0

Beachtet man, bei der Betrachtung der zweiten Tabelle, die auf S. 474 gemachte Bemerkung, so wird man von den beiden Versuchen (aus 0.195 und aus 0.21 Aeq. KNO_3), in denen eine merkliche Veränderung in der Grösse der Protoplaste nicht zu erkennen war, den ersteren als denjenigen ansehen müssen, in dem die beiden Concentrationen am nächsten isotonisch waren.

Beide Versuche geben also übereinstimmend für das Verhältniss der isotonischen Concentrationen den Werth 1.3 und somit für den isotonischen Coëfficienten $1.3 \times 3 = 3.9$.

Mit schwefelsaurem Kalium habe ich noch zwei weitere Versuche gemacht, welche zeigen, dass es gleichgültig ist, ob man die Präparate zuerst oder zuletzt in Kalisalpeter bringt, und ob man von diesem oder von dem anderen Salze nur Eine Concentration

verwendet (vergl. S. 468). Beide bestätigen die Bestimmung des isotonischen Coëfficienten auf 1.3 × 3 = 3.9. Ich fasse beide in eine Tabelle zusammen.

III. Schwefelsaures Kalium.

Aus	Gebracht in	Verhältniss × 2	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse: zuge-nommen.	nicht verändert.	abge-nommen.
0.12 Aeq. KNO_3	0.20 Aeq. K_2SO_4	1.2	0	21	16
0.12 - -	0.18 - -	1.3	5	33	4
0.12 - -	0.16 - -	1.5	25	11	2
0.12 - -	0.14 - -	1.7	41	0	0
0.18 Aeq. K_2SO_4	0.13 Aeq. KNO_3	1.4	0	3	31
0.18 - -	0.12 - -	1 3	2	28	1
0.18 - -	0.11 - -	1.2	15	8	0
0.18 - -	0.10 - -	1.1	30	0	0

II. Rohrzucker.

Nach derselben Methode wurden mittelst Tradescantia discolor einige Versuche mit Rohrzucker bei verschiedener Concentration angestellt. Da die Einzelheiten der Versuche genau dieselben waren, wie früher beschrieben, so kann ich ohne Weiteres die Tabelle mittheilen, welche für jeden Versuch die Zahl der Zellen angiebt, deren Protoplaste sich nach dem Wechsel der Lösungen ausgedehnt oder zusammengezogen oder endlich sich gar nicht verändert haben. Ich fasse die drei, mit 0.2, 0.3 und 0.4 Aeq.[1]) Rohrzucker angestellten Versuchsreihen in eine Tabelle zusammen.

---

1) 0.1 Aeq. = 0.1 Molec. = 3,42 Gramm zu 100 CC aufgelöst.

Rohrzucker.

Versuchs-Nummer	Aus KNO_3	Gebracht in Rohrzucker	Verhältniss pro Molec.	Anzahl der Protoplaste, deren Grösse: zugenommen.	nicht verändert.	abgenommen.
I a	0.11 Aeq.	0.20 Aeq.	0.55	0	3	37
b	0.12 -	0.20 -	0.60	0	6	31
c	0 13 -	0.20 -	0.65	8	21	4
d	0.14 -	0.20 -	0.70	15	6	3
e	0.15 -	0.20 -	0 75	28	2	0
II a	0.18 -	0.30 -	0.60	0	34	18
b	0.195 -	0.30 -	0.65	9	42	8
c	0.21 -	0.30 -	0.70	13	34	3
III a	0.24 -	0.40 -	0 60	0	18	42
b	0.26 -	0.40 -	0.65	3	43	6
c	0 28 -	0.40 -	0.70	6	32	5

Es geht aus dieser Tabelle hervor, dass das Verhältniss der isotonischen Concentrationen für den Rohrzucker in jeder der drei Versuchsreihen am nächsten = 0.65 gefunden wird, und dass es somit innerhalb der Beobachtungsgrenzen von den angewandten Concentrationen unabhängig ist.

Der isotonische Coëfficient berechnet sich aus diesen Versuchen zu 0.65 × 3 = 1.95. Dieser Werth liegt etwas höher als der nach der vergleichenden plasmolytischen Methode bestimmte (Verhältniss der isot. Conc. 0.602; isot. Coëff. 1.81, S. 453). Aber in den drei Versuchen, in denen die Zellen aus 0.12, 0.18 und 0.24 Aeq. KNO_3 in 0.20, 0.30 resp. 0.40 Aeq. Zucker gebracht wurden, wo also das Verhältniss 0.60 obwaltete, fand eine sehr deutliche Contraction der Protoplaste statt, und es unterliegt also keinem Zweifel, dass wenigstens auf dieser Seite diesen Versuchen kein Fehler anhaften kann. Wir werden deshalb für fernere Betrachtungen aus beiden Versuchsreihen das Mittel nehmen dürfen, aber zugleich zugeben müssen, dass Beobachtungsfehler von wenigstens der Hälfte der Differenz beider Zahlen beim Rohrzucker möglich sind. Thatsächlich halte ich die möglichen Beobachtungsfehler hier für noch etwas grösser.

Versuche mit Gemengen verschiedener Verbindungen. Diese Versuche wurden nach der vergleichenden plasmolytischen

Methode mit Curcuma rubricaulis als Indicatorpflanze ausgeführt. Für ihre Beschreibung sowie für die Erklärung der Tabellen verweise ich also auf das in § 1 und 2 Gesagte. Die Lösungen wurden durch Mischung von unter sich isotonischen Lösungen verschiedener Stoffe hergestellt und der Versuch hatte also zu ermitteln, ob auch das Gemenge mit den einzelnen Componenten isotonisch war.

In den Tabellen ist der nach Aequivalenten berechnete Gehalt der einzelnen Componenten im Kopfe der linken Hälfte für jede einzelne Mischung angegeben und darunter der Salpeterwerth dieser Lösungen, der also gleichfalls der zu erwartende Salpeterwerth der Mischungen war. Durch den Versuch wird nun der wirkliche Salpeterwerth der Mischungen bestimmt und kann dieser also mit dem im Voraus berechneten Werthe verglichen werden. Die letzte Spalte der Tabellen enthält das Verhältniss beider.

Für die Bereitung der Lösungen u. s. w. vergleiche man die entsprechenden Versuche in § 2.

I. Mischung zweier Salze.

Mischungen von einfach saurem citronensaurem Kalium und Chlorammonium.

Mischungen.						Kalisalpeter.					
$K_2HC_6H_5O_7$	0.25	0.27	0.29	0.31							
NH_4Cl	0.11	0.12	0.13	0.14							
Berechneter Salpeterwerth der Mischung	0.11	0.12	0.13	0.14	I. C.	0.11	0.12	0.13	0.14	I. C.	Verhältn.
I	—	n	hp	p	0.13	n	n	p	p	0.125	0.96
II	n	hp	p	—	0.12	n	hp	p	—	0.12	1

II. Mischung dreier Salze.

Mischung von einfach saurem citronensaurem Kalium, schwefelsaurem und äpfelsaurem Magnesium.

Mischungen.					Kalisalpeter.					
$K_2HC_6H_5O_7$	0.27	0.29	0.31							
$MgSO_4$	0.36	0.39	0.42							
$MgC_4H_4O_5$	0.36	0.39	0.42							
Berechneter Salpeterwerth der Mischung	0.12	0.13	0.14	I. C.	0.11	0.12	0.13	0.14	I. C.	Verhältn.
I	n	hp	p	0.13	n	n	p	p	0.125	0.96
II	n	hp	p	0.13	n	n	p	p	0.125	0.96

Innerhalb der Beobachtungsfehler bestätigen beide Versuchsreihen also das erwartete Resultat, indem sie zeigen, dass unsere Coëfficienten auch bei der Berechnung des Salpeterwerthes gemischter Lösungen angewandt werden dürfen.[1])

§ 5. Berechnung älterer Versuche.

Bereits im Jahre 1871 habe ich, wenn auch zu anderen Zwecken, die schwächsten zur Plasmolyse erforderlichen Concentrationen verschiedener Salze ermittelt.[2]) Ich benutzte damals als Material die Parenchymzellen der rothen Rübe. Obgleich dem damaligen Ziele entsprechend diese Concentrationen nicht so genau bestimmt wurden, als zur Berechnung der isotonischen Coëfficienten bis auf eine Decimalstelle erforderlich ist, so sei es mir dennoch gestattet, hier eine Berechnung der damals gewonnenen Zahlen einzuschalten und sie mit den in den vorigen Paragraphen gefundenen zu vergleichen. Ich gebe aber nur die Grenzwerthe, zwischen denen

1) Bei osmotischen Untersuchungen mit künstlichen Membranen fand Pfeffer ebenfalls gleiche Leistung der Componenten einer Mischung im isolirten wie im gemengten Zustande. Vergl. dessen „Osmotische Untersuchungen" S. 70.

2) Sur la perméabilité du protoplasme des betteraves rouges. Archives Néerl. VI, 1871, p. 117.

nach jenen älteren Versuchen die Coëfficienten eingeschlossen sein müssen und stelle diese mit den zur Berechnung erforderlichen Elementen in folgende Tabelle zusammen.

Die erste Spalte enthält die Formel der gebrauchten Salze, die zweite ihre Moleculargewichte und die dritte die in meiner citirten Arbeit aufgeführten Zahlen, welche die auf 100 Gewichtstheile Wasser aufgelösten Gewichte der krystallisirten Salze in den isotonischen Lösungen angeben. Hieraus habe ich in der vierten Spalte die auf 100 Theile der Lösung berechnete procentische Zusammensetzung abgeleitet und daraus wiederum in der fünften die in Molecülen ausgedrückten Concentrationen $\left(= \frac{IV}{II} \times 10\right)$. Die sechste enthält endlich die Verhältnisse dieser Zahlen zu den für Kalisalpeter gefundenen Grenzen multiplicirt mit 3, um sie in isotonische Coëfficienten umzuwandeln. Bei dieser letzteren Berechnung ist, um völlige Sicherheit zu haben, dass die fraglichen Coëfficienten nicht ausserhalb der Grenzen fallen können, jedesmal die untere Grenze für Kalisalpeter (0.564), durch die obere für das betreffende Salz (z. B. 0.77 für $Na\,NO_3$), und die obere Grenze für Kalisalpeter (0.644) durch die untere für die übrigen Salze dividirt. Es leuchtet ein, dass bei dieser Behandlung die erstere Zahl kleiner, die zweite grösser als der gesuchte Coëfficient sein muss, dass beide also als Grenzwerthe dieses Coëfficienten betrachtet werden dürfen.

In die siebente Spalte sind die isotonischen Coëfficienten nach S. 428 eingetragen. Für $Na_2\,SO_4$, welches ich nach meinen jetzigen Methoden nicht untersucht habe, ist der Coëfficient des entsprechenden Kalisalzes, oder vielmehr der der zweibasischen Salze der Alkalimetalle überhaupt genommen, was nach den Erörterungen des IV. Abschnittes ohne Weiteres erlaubt ist.

Dass die rothe Rübe hier den Dienst einer Indicatorpflanze leistete, während sie den in § 1 beschriebenen Anforderungen keineswegs genügt, bedingt es, dass man keine zu grosse Annäherung der Grenzwerthe an den wirklichen Werth der isotonischen Coëfficienten erwarten darf.

I. Salze.	II. Molec.-Gewichte	III. 100 Th. Wasser enthalten	IV. 100 Th. Lösung enthalten	V. Concentration nach Molecülen berechnet	VI. Grenzwerthe der isotonischen Coëfficienten	VII. Isotonische Coëfficienten nach §§ 2—4
KNO_3	101	6—7	5.7—6.5	0,564—0,644	—	—
$NaNO_3$	85	6—7	5.7—6.5	0,67—0,77	2.1—2.9	3
KCl	74.5	4—5	3 8—4.8	0,52—0,64	2.9—3.9	3
$NaCl$	58.5	3—4	2.9—3.8	0,50—0,66	2.7—3.9	3
$Na_2SO_4 + 10\ H_2O$	354	17—18	14.5—15.3	0,41—0,43	3.9—4.8	4
$MgSO_4 + 7\ H_2O$	246	26—28	20.6—21.9	0,84—0,89	1.8—2.4	2

Vergleicht man die Zahlen der sechsten und siebenten Spalte, so findet man, dass beim salpetersauren Natrium einer der Grenzwerthe mit dem isotonischen Coëfficienten nahezu zusammenfällt, während bei den übrigen Salzen der wirkliche Werth thatsächlich zwischen den beiden berechneten Grenzwerthen liegt. Die Uebereinstimmung ist also eine so vollständige, als mit einer so ungeeigneten Indicatorpflanze überhaupt zu erwarten war.

Diese Thatsache giebt aber zu einer weiteren Bemerkung Veranlassung. Wenn die isotonischen Coëfficienten mit so verschiedenen Indicatorpflanzen, wie Curcuma, Tradescantia, Begonia und der rothen Rübe so ganz übereinstimmend gefunden werden, so liegt die Folgerung nahe, dass auch die übrigen Pflanzen, wenn wir sie zu diesem Zwecke benützten, dieselben Resultate geben würden. Die im III. Abschnitt beschriebenen Versuche nach der Methode der Gewebespannung werden diese Folgerung für eine Reihe weiterer Arten bestätigen.

Ist dem aber so, so lässt sich weiter folgern, dass die bei diesen Versuchen maassgebende Membran, die Vacuolenwandung, welche das Protoplasma auf der Innenseite begrenzt, bei allen diesen Arten keine wesentlichen Unterschiede in ihrer Permeabilität für Salzlösungen zeigen wird, dass sie bei allen Arten in nahezu demselben hohen Grade für solche Lösungen undurchlässig sein wird.[1]) Ich

1) Vergl. Pfeffer: Osmotische Untersuchungen, S. 178.

hebe diese Folgerung deshalb hervor, weil sie bei der Anwendung unserer isotonischen Coëfficienten auf die Analyse der Turgorkraft verschiedener Pflanzen eine wesentliche Rolle spielt, indem erst durch sie das Verfahren völlig berechtigt wird, die erhaltenen Resultate und somit die ganze Methode auf beliebige Pflanzenarten anzuwenden.

Abschnitt III.

Bestimmung der isotonischen Coëfficienten nach der Methode der Gewebespannung.

§ 1. Beschreibung der Methode.

Wenn man wachsende Sprossgipfel der Länge nach in vier möglichst gleiche Streifen spaltet, so krümmen sich diese im Augenblicke der Isolirung bekanntlich mehr oder weniger stark, indem das centrale Parenchym sich verlängert. Legt man einen solchen Streifen in Wasser, so nimmt die Krümmung gewöhnlich sehr rasch zu; legt man einen zweiten Streifen in eine starke Salzlösung, so verliert sie ihre Krümmung, oder letztere kehrt sich um, indem die Epidermis jetzt die convexe Seite einnimmt. Bringt man die Streifen in Salzlösungen von verschiedener Stärke, so wird es offenbar möglich sein, eine Concentration auszusuchen, in der die Kreuzstreifen ihre Krümmung weder verstärken noch vermindern.

Eine solche Lösung entzieht den Zellen kein Wasser, lässt sie aber auch keines aufnehmen. Sie verhält sich also dem Streifen gegenüber *indifferent* und wir werden sie deshalb als solche bezeichnen. Lösungen verschiedener Salze, welche sich gegenüber demselben Streifen indifferent zeigen, ziehen offenbar mit derselben Kraft Wasser an und sind also unter einander isotonisch. *Die Bestimmung der indifferenten Concentrationen führt somit zur Kenntniss der isotonischen Coëfficienten;* auf dieses Princip beruht die hier zu behandelnde Methode.

Wäre es nun möglich, mit den vier Kreuzstreifen eines und

desselben Sprosses die indifferente Concentration für Kalisalpeter und für eine andere Verbindung zu ermitteln, so würde sich aus ihrem Verhältniss ohne Weiteres der isotonische Coëfficient ableiten lassen. Dieses ist nun aber, wie leicht ersichtlich, nicht der Fall, denn man braucht die sämmtlichen vier Kreuzstreifen um eine, wenn auch vorläufig ungefähr ermittelte, jedoch noch nicht genau bekannte indifferente Concentration zu bestimmen. Hieraus ergiebt sich, dass man gezwungen ist, sich mit Mittelzahlen zu begnügen, indem man die mittlere indifferente Concentration für das zu studirende Salz mit einigen Sprossen, und für den Salpeter mit anderen möglichst gleichen Sprossen derselben Art bestimmt. Die so erhaltenen Mittelwerthe dürfen dann als isotonische Concentrationen betrachtet und zur Berechnung des Coëfficienten benutzt werden.

Die individuellen Verschiedenheiten zwischen gleichnamigen, zu gleicher Stunde und an demselben Standorte möglichst sorgfältig ausgewählten Sprossen sind aber immer noch derart, dass nur aus zahlreichen Versuchen Mittelzahlen von hinreichender Genauigkeit abgeleitet werden dürfen.

So zahlreiche Sprosse lieferte mir fast nie eine Pflanze, und ich habe deshalb gewöhnlich drei bis vier Arten zur Feststellung jedes einzelnen isotonischen Coëfficienten benutzt. Ein Blick auf die Tabellen des nächsten Paragraphen wird zeigen, dass die mit verschiedenen Arten für dasselbe Salz berechneten Mittelzahlen stets nur sehr unwesentlich von einander abweichen, dass das Endergebniss somit als von der Natur der benutzten Arten völlig unabhängig betrachtet werden darf. Wäre dies nicht der Fall, so wäre die Methode völlig unzuverlässig, da es sich ja um die Feststellung einer physikalischen Eigenschaft des betreffenden Salzes handelt. Somit liefert uns die Anwendung verschiedener Arten zu demselben Zwecke eine sehr gewünschte Controle.[1])

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wenden wir uns jetzt zur Beschreibung der angewandten Methode und geben dabei zunächst eine ausführliche Schilderung der Art und Weise, wie die Versuche ausgeführt wurden, um darauf zur Begründung der Methode

---

1) Ueber die Bedeutung dieser Thatsache vergleiche man auch Abschn. II, § 5, S. 483.

und zur kritischen Betrachtung der möglichen Fehlerquellen überzugehen.

Bei der Ausführung der Versuche war es nach dem oben Mitgetheilten die Aufgabe, für möglichst gleiche Sprosse derselben Art diejenige mittlere Concentration des Salpeters und des zu untersuchenden Salzes zu bestimmen, in der Kreuzstreifen solcher Sprosse weder an Krümmung zunehmen noch verlieren.

Um dazu stets eine hinreichende Anzahl von Sprossen vorräthig zu haben, wurden für jeden Versuch zehn junge kräftig wachsende, unter sich möglichst gleiche und gleichaltrige Sprosse (meist Blüthenstiele) mit grösster Sorgfalt ausgesucht. Dieses geschah Morgens 8 Uhr; die Sprosse wurden darauf entblättert und in den meisten Fällen entgipfelt, und, nachdem die untere Wandfläche erneuert worden war, in einem engen Cylinderglase in frisches Brunnenwasser völlig untergetaucht. Hier blieben sie während 1—2 Stunden und hatten also die Gelegenheit, das Maximum ihrer Turgescenz zu erreichen und somit etwa vorhandene Unterschiede in ihrem zufälligen Wasserreichthum auszugleichen. Von diesem Materiale dienten 3—4 Exemplare für die Bestimmung der indifferenten Concentration des zu untersuchenden Salzes, 3—4 andere zur Ermittelung desselben Werthes für Kalisalpeter und die übrigen theils als Reserve, theils zu Vorversuchen zur vorläufigen Orientirung über die Lage der betreffenden Grenze (vergl. S. 440). Diese Vorversuche sind in den Tabellen des nächsten Paragraphen nicht mit angeführt und selbstverständlich von der Berechnung der Mittelzahlen ausgeschlossen worden.

Nach hinreichend langem Aufenthalt in Wasser wurde nun mit jedem einzelnen Spross in folgender Weise verfahren. Der jüngste Theil wurde in einer Länge von 7 cm abgeschnitten und flach auf den Tisch gelegt, mit einem scharfen Messer der Länge nach vorsichtig in zwei möglichst gleiche Hälften getheilt. Die beiden Schnittflächen wurden darauf auf Filtrirpapier abgetrocknet und jede Hälfte nochmals in derselben Weise gespalten. Die vier so erhaltenen Kreuzstreifen krümmen sich bei der Isolirung anfangs plötzlich, die Krümmung nimmt aber noch einige Zeit langsam zu, bis sie schliesslich ihr Maximum erreicht. Sobald es völlig sicher, dass dieses Stadium eingetreten ist, wird in einer demnächst zu be-

schreibenden Weise der Grad der Krümmung abgelesen und jeder Kreuzstreifen vorsichtig in die für ihn bestimmte Lösung gebracht und untergetaucht. Es sind dazu in vier grosse Uhrgläser je etwa 10 CC der betreffenden Flüssigkeiten gebracht. Für denselben Spross enthalten die Lösungen selbstverständlich dasselbe Salz, aber in verschiedenen Concentrationen. Diese letzteren sind so gewählt, dass zwei ein wenig über und die zwei anderen ein wenig unter dem vorläufig ermittelten mittleren Werthe der indifferenten Concentration liegen. In den Lösungen zeigen nun die Kreuzstreifen je nach der Natur des Salzes schon nach 3—4, oder erst nach einigen weiteren Minuten das Resultat an. In den schwächeren Lösungen sieht man die Krümmungen zunehmen, in den stärkeren nehmen sie ab. Die indifferente Concentration liegt also zwischen der stärksten Lösung, in der die Krümmung zunimmt, und der schwächsten, in der sie sich verringert, und ist somit durch den Versuch um so genauer gefunden, je geringer der Unterschied zwischen diesen beiden Lösungen ist. Für die Berechnung der Mittelzahlen wird in diesen Fällen das Mittel aus diesen beiden Concentrationen als indifferente Concentration für die betreffende Pflanze betrachtet; eine Annahme, welche in Hinblick auf den geringen Unterschied dieser beiden Concentrationen für den hier verfolgten Zweck völlig berechtigt ist. Bisweilen findet in einer der Lösungen weder ein Aufwinden noch ein Zurückgehen statt, und in diesem Falle hat man die indifferente Concentration mit der grössten unter den gegebenen Bedingungen überhaupt möglichen Genauigkeit gefunden.

Nachdem nun drei bis vier gelungene Versuche mit dem fraglichen Salze und ebenso viele mit Kalisalpeter gemacht worden sind, findet die Berechnung in folgender Weise statt. Zunächst leite ich einerseits für das Salz, andererseits für den Kalisalpeter eine mittlere indifferente Concentration aus den einzelnen direct gefundenen Werthen ab. Waren die Sprosse einander genügend gleich, so dürfen nach dem im Eingange Gesagten die beiden mittleren Concentrationen als isotonische betrachtet werden. Ihr Quotient ist also das gesuchte Verhältniss der isotonischen Concentrationen; und aus der Mittelzahl der für drei bis vier Arten in dieser Weise berechneten Verhältnisse lässt sich durch Multiplication mit 3 der isotonische Coëfficient ableiten (S. 432).

Die Bestimmung des Krümmungsgrades der Kreuzstreifen geschah in einer sehr einfachen Weise, zu der ich mich entschloss, nachdem manche Versuche, ihn mit dem Cyclometer[1]) zu messen, dieses Verfahren bei so starken Krümmungen als unbrauchbar hatten erkennen lassen. Ich habe die Krümmung als Kreisbogen betrachtet und nun nach dem Augenmaasse bestimmt, welchen Theil eines ganzen Kreises der Streifen machte. Bis auf $^1/_8$ des Umfanges lässt sich dies stets mit völliger Sicherheit entscheiden, und die Bewegungen meiner Streifen in den Lösungen waren meist solche, dass in wenigen Minuten weit grössere Aenderungen eintraten. Die Methode reichte in allen Fällen völlig hin, um ohne jeden Zweifel zu constatiren, ob der Streifen seine Krümmung vergrösserte oder verminderte. Konnte ich keine Zu- oder Abnahme mit Sicherheit constatiren, so betrachtete ich die Krümmung als unverändert. Obgleich ich in meinen Notizen die Grösse der Krümmung vor und am Ende des Versuches jedesmal eingeschrieben habe, werde ich diese Zahlen in den Tabellen des folgenden Paragraphen nicht mittheilen, sondern einfach angeben, ob Zu- oder Abnahme, oder endlich Gleichbleiben der Krümmung beobachtet wurde. Denn die Grösse der Veränderung ist für das Resultat gleichgültig.

Die individuellen Verschiedenheiten gleichnamiger Sprosse können als die Hauptquelle der möglichen Fehler in den schliesslichen Werthen der isotonischen Coëfficienten betrachtet werden, gegen der alle anderen Fehlerquellen, bei richtiger Ausführung der Versuche, nahezu ganz verschwinden. Ueberblickt man die Tabellen des folgenden Paragraphen, so fällt es sogleich auf, dass nur in relativ seltenen Fällen für sämmtliche Sprosse derselben Art, welche in denselben Lösungen untersucht wurden, die indifferente Concentration genau dieselbe ist. So lag sie z. B. für Centranthus ruber in Chlorkalium bei Einem Sprosse bei 0.18 Aeq., bei einem anderen bei 0.20 Aeq., und bei dem dritten zwischen diesen beiden Werthen. In solchen Fällen zeigten die sämmtlichen vier Streifen Eines Sprosses dasselbe Verhalten, indem auch die der Grenze ferner liegenden durch grössere Zu- oder Ab-

---

1) Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg, Bd. I, S. 247.

nahme ihrer Krümmung, die abweichende Lage der Grenze bestätigten. Liegt z. B. die indifferente Concentration für einen Spross höher als für einen zweiten, so beobachtet man in gleichen Lösungen unterhalb der Grenze bei ersterem eine stärkere Krümmung, in gleichen Concentrationen oberhalb der Grenze bei ersterem einen geringeren Verlust an Krümmung als bei letzterem. Diese Thatsachen, obgleich nicht in die Tabellen aufgenommen, wurden bei den Versuchen stets berücksichtigt, da sie die Sicherheit gaben, dass nicht etwa zufällige beim Spalten entstandene Unterschiede in den Streifen die Ursache der abweichenden Grenze waren.

Fast immer sind die Differenzen in der Lage der Grenze gering, und je reichlicher das Material, aus dem man seine Exemplare aussuchen kann, um so vollständiger wird auch die Uebereinstimmung, um so zuverlässiger das Resultat. Bei meinen Versuchen waren es vorwiegend Centranthus ruber und Rudbeckia triloba, von denen mir ein reichliches Material zur Verfügung stand, und die mit diesen beiden Arten angestellten Versuche lieferten in vielen Fällen auffallend gleiche Resultate. Bei anderen Arten war die Wahl des Materials häufig eine mehr beschränkte und die mit ihnen gemachten Versuche zeigten oft grössere Abweichungen. Mehrere Arten mussten aus diesem Grunde sogar gänzlich von den Versuchen ausgeschlossen werden. Aber auch bei den beiden erwähnten Pflanzen war es nie möglich, diese Fehlerquelle völlig zu umgehen.

Die erwähnten Gründe forderten die Ermittelung von Mittelzahlen, deren Zuverlässigkeit selbstverständlich von der Vergleichbarkeit des Materials und von der Anzahl der zur Berechnung jeder Grösse angestellten Versuche abhängt. Die Anzahl der für einen Versuch disponiblen Exemplare wird aber wesentlich durch die Reichlichkeit des überhaupt vorhandenen Materiales bestimmt, welche nur in seltenen Fällen eine solche ist, dass man auf Ein Mal eine solche Anzahl von Sprossen von einer Art aussuchen kann, dass diese zur Gewinnung einer endgültigen Mittelzahl ausreichen würden. Dazu kommt, dass zu vergleichende Sprosse aus später darzulegenden Gründen an demselben Tage verarbeitet werden müssen. Diese Erfahrungen waren es im Wesentlichen, welche mich bestimmten, die Zahl der Versuchsexemplare jeder einzelnen Art zu beschränken, dagegen aber, wie bereits erwähnt, stets 3—4 verschiedene Arten

zur Bestimmung des Coëfficienten eines und desselben Salzes zu benutzen. Es kommen nun gewöhnlich etwa 12—16 Versuche und etwa ebenso viele Control-Versuche in Kalisalpeter auf jedes untersuchte Salz, und der Erfolg hat gelehrt, dass hiedurch der Einfluss der individuellen Verschiedenheiten im Wesentlichen eliminirt wurde.

Die Zahl der Lösungen und die Wahl ihrer Concentrationen, welche für jeden einzelnen Versuch benutzt werden konnten, war bei dieser Methode selbstverständlich eine beschränkte. Nur dünne Sprosse haben eine hinreichende Empfindlichkeit für unsere Versuche, und diese lassen sich, ohne wesentliche Beeinträchtigung der Vergleichbarkeit der einzelnen Streifen, in nicht mehr als vier Streifen zerlegen. Für jeden einzelnen Spross können also nur vier Lösungen verschiedener Stärke zur Ermittelung der indifferenten Concentration benutzt werden. Diese müssen aber im Voraus gewählt werden, bevor man die individuelle Lage der Grenze für den betreffenden Spross kennt. Hieraus ergiebt sich, dass die Wahl so getroffen werden muss, dass sie alle die zu erwartenden Verschiedenheiten dieser Grenze umfassen. Je grösser nun die individuellen Abweichungen sind, um so geringer wird die erlaubte Annäherung der einzelnen Concentrationsgrade an einander sein. Es leuchtet aber ein, dass gerade von dieser Annäherung die erreichbare Genauigkeit der Zahlen bedingt wird, und es sind also die individuellen Verschiedenheiten in Verbindung mit der beschränkten Zahl der Streifen eines Sprosses, welche dieser Genauigkeit ihre Grenze anweisen.

Nach mehrfachen Vorversuchen hat sich herausgestellt, dass eine Concentrationsdifferenz von 0.02 Aeq. beim Kalisalpeter für alle Fälle zweckmässig ist, und die bei den übrigen Salzen erlaubten Differenzen liessen sich damit aus den Ergebnissen meiner Vorversuche jedesmal leicht berechnen.

Wählt man die Unterschiede geringer, so ist es eine leicht vorherzusagende Folge der individuellen Verschiedenheiten, dass für manche Sprosse die indifferente Concentration ausserhalb der vier für den Versuch gewählten Lösungen fallen wird, und dass solche Sprosse also für die Bestimmung der Mittelzahlen verloren sind. Dazu kommt, dass die Bewegungen der Streifen um so geringer aus-

fallen, je näher die Lösungen der Grenz-Concentration gewählt sind, und es würde hierdurch die Bestimmung der Grenze häufig ebenso viel an Genauigkeit verlieren, als sie durch die grössere Annäherung der Concentrationen gewinnen würde.

Alle diese Gründe bestimmten mich, eine zu geringe Differenz der einzelnen Concentrationen zu vermeiden, und die oben genannte Zahl (0.02 Aeq. Kalisalpeter) bei sämmtlichen Versuchen in Anwendung zu bringen. Aber auch bei dieser Bestimmung bleibt eine möglichst sorgfältige Auswahl des Versuchsmateriales eine der wichtigsten Bedingungen der Genauigkeit des Resultates.

Nachdem somit die Hauptzüge der Methode besprochen und ihre Nothwendigkeit unter den gegebenen Umständen dargethan worden, können wir jetzt zur näheren Erläuterung der weiteren Einzelheiten übergehen. Es wird sich dabei zeigen, dass auch diese durch das Streben, Fehlerquellen möglichst zu vermeiden, vorgeschrieben worden sind.

In erster Linie kommt die Dauer der Versuche in Betracht, und habe ich die Gründe auseinander zu setzen, welche einen längeren Aufenthalt der Streifen in den Lösungen nicht wünschenswerth machten. Meine Versuche dauerten nur so lange, bis mit voller Sicherheit zu entscheiden war, ob eine Zunahme oder eine Abnahme der Krümmungen stattfand, mit anderen Worten, ob die Concentration der betreffenden Lösung, oberhalb oder unterhalb der indifferenten Concentration für den untersuchten Spross lag. Dieses erforderte bei rasch diffundirenden Salzen meist nur 3—4, bei den meisten weniger diffusiblen Stoffen 4—6 Minuten, bei schwer diffundirenden Salzen wie das Citronensaure Magnesium noch längere Zeit. In einer so kurzen Frist wird die wahrnehmbare Bewegung ausschliesslich durch den osmotischen Vorgang der Aufnahme oder Abgabe von Wasser durch die lebendigen Zellen bedingt, also gerade durch den Process, der als Grundlage unserer Methode gewählt wurde. Lässt man die Streifen während einer längeren Zeit in den Lösungen, so erschlaffen sie in den stärkeren vollkommen, in denjenigen aber, welche anfangs eine Zunahme der Krümmung bedingten, nimmt diese nachher stundenlang zu, da das Mark zu wachsen fortfährt und sich dabei bedeutend stärker verlängert als die Epidermis. Diese Erfahrungen sprechen nun zwar nicht gegen eine längere Versuchsdauer,

wohl aber ist dieses der Fall mit jenen Lösungen, welche anfangs eine geringe Abnahme der Krümmung verursachen und also der indifferenten Concentration auf der oberen Seite am nächsten liegen. Denn in diesen kehrt die Bewegung der Kreuzstreifen nach kürzerer oder längerer Zeit um, indem sie anfangen, sich aufzuwinden, weil auch in ihnen Wachsthum, wenn auch langsam, stattfindet. Dieser Umstand hat zur Folge, dass die Versuche stets beendigt werden müssen, bevor dieser Einfluss des Wachsthums sich geltend machen kann. Bei längerer Versuchsdauer wird somit die Reinheit des Vorganges getrübt, namentlich in jenen Lösungen, welche die gesuchte Grenze am nächsten umschliessen, und auf welche es also gerade am meisten ankommt.

Wie das Wachsthum unverletzter Sprosse, nach Sachs' schönen Untersuchungen, stossweise vor sich geht, so nimmt auch die Krümmung der Kreuzstreifen unter den gegebenen Versuchsbedingungen stossweise zu. Und zwar sind die Stösse in den meisten Fällen so stark und so unregelmässig, dass sie den normalen Gang der Krümmungszunahme unkenntlich machen, und somit eine Vergleichung der Krümmungsintensität derselben Streifen zu verschiedenen Zeiten, oder auch verschiedener Streifen nach derselben Zeit, völlig illusorisch machen. Vielfache Versuche, denselben Streifen nach einander in zwei verschiedenen Salzlösungen zu untersuchen und dadurch nach Art der plasmolytischen Transportmethode (S. 465) die individuellen Verschiedenheiten völlig zu umgehen, scheiterten auf diese stossweisen Aenderungen des Wachsthums.

Eine zweite Ursache, welche mich veranlasste, die Versuchsdauer möglichst zu beschränken, ist die Gefahr des Sterbens, der die Parenchymzellen in der Nähe der Wundfläche ausgesetzt sind. Es leuchtet ein, dass das Sterben einzelner Zellen eine Verkürzung des Parenchyms an der betreffenden Stelle und somit eine Abnahme der Krümmung des ganzen Streifens zur Folge haben muss. Dieses machte sich in Streifen, welche anfangs ihre Krümmung verstärkten, oft bereits nach 5—6 Stunden durch eine Verminderung der Krümmungsintensität unter zunehmender Erschlaffung fühlbar, bei einigen Arten sogar in noch kürzerer Frist.

Durch die kurze Versuchsdauer wird andererseits eine unvermeidliche Fehlerquelle eingeführt, welche bei rasch diffundirenden

Salzen zwar unschädlich ist, bei langsam diffundirenden aber nicht ohne Einfluss auf das endgültige Resultat bleiben kann, wie bereits im ersten Abschnitt S. 438 auseinander gesetzt wurde. Denn letztere dringen während des kurzen Aufenthalts der Sprosse in den Lösungen nicht so vollständig in das Gewebe ein wie der Salpeter, ihre Wirkung muss also relativ zu schwach gefunden werden. Aus diesem Grunde ist zu erwarten, das bei Salzen wie citronensaures Kalium oder Magnesium, bei Rohrzucker u. s. w. die isotonischen Coëfficienten um ein Geringes zu niedrig gefunden werden werden.

In zweiter Linie ist der Einfluss des Wassergehaltes zu betrachten. Frisch abgeschnittene Sprosse derselben Art wechseln je nach den Umständen äusserst stark in ihrem Wassergehalt. Ich habe meine Sprosse deshalb stets vor den Versuchen in den Zustand maximaler Turgescenz versetzt, denn nur in diesem sind sie hinreichend vergleichbar. Versäumt man dieses, so ist man einer Reihe von Fehlern ausgesetzt, welche wir jetzt kurz erörtern wollen. Es ist leicht einzusehen, dass die indifferente Concentration zu hoch gefunden werden muss, wenn man Sprosse im welken Zustande untersucht. Denn wenn die Zellsäfte durch Verdünstung Wasser verloren haben, so ist ihre Concentration und somit ihre Affinität zu Wasser zeitweise eine grössere. Versuche mit Oenanthe silaifolia und Levisticum officinale bestätigten diese Folgerung und zeigten, dass ein 1—2stündiger Aufenthalt entblätterter und entgipfelter Sprosse an der Luft bereits eine Verschiebung der indifferenten Concentration um etwa 0,04 Aeq. Kalisalpeter mit sich führen kann. Der Wasserreichthum pflanzlicher Organe nimmt, zumal an sonnigen Tagen, während des Tages stetig ab; und Sprosse von Centranthus ruber, um drei Uhr des Nachmittags eingesammelt, zeigten dem entsprechend einen erheblich höheren Werth für die indifferente Concentration als solche, welche an demselben Tage Morgens 8 Uhr abgeschnitten und untersucht waren. Zu verschiedenen Tageszeiten abgeschnittene Sprosse sind also nicht vergleichbar. Ebenso liegt der erwähnte Werth bei trockenem Wetter höher, als nachdem es einige Tage geregnet hat; es ist dies der Grund weshalb an jedem Tage die Controle mit Kalisalpeter für die benutzte Art wiederholt werden musste. An einer schattigen, feuchten Stelle gewachsene Pflanzen haben eine niedrigere indifferente Concentration als andere Exemplare derselben

Art, welche sich auf offenem Felde, in trockenem Boden entwickelten. Beschattete Sprosse dürfen mit gut beleuchteten sogar derselben Pflanze nicht verglichen werden. Auf diese Umstände ist bei der Wahl des Materiales Rücksicht zunehmen, und die Auswahl der brauchbaren Arten wird hierdurch wesentlich beschränkt.

Ein ein- bis zweistündiger Aufenthalt der um 8 Uhr Morgens eingesammelten und entblätterten Sprosse in Wasser genügte völlig, um noch etwa vorhandene Differenzen im Wassergehalt auszugleichen. Da aber die mit einer Art anzustellenden 6—8 Versuche etwa eine Stunde in Anspruch nehmen und ich an jedem Morgen mit zwei Arten die Versuche durchführte, wechselte der Aufenthalt der einzelnen Sprosse im Wasser von etwa 2 bis 4 Stunden. Um mich zu überzeugen, dass hierdurch keine Ungleichheit bedingt wurde, habe ich mit Centranthus ruber und Rudbeckia triloba mit an demselben Morgen und gleichzeitig eingesammeltem Materiale einige Versuche nach einer, andere aber erst nach etwa 2—4 Stunden gemacht. Im Mittel aus je sechs Versuchen war die Differenz in der Lage der indifferenten Concentration für erstere Art 0 und für die zweite 0.007 Aeq. Kalisalpeter, also eine zu vernachlässigende Grösse.

Befolgt man die gegebene Vorschrift, so ist also ein Fehler aus etwaigen Differenzen im Wassergehalte der Sprosse nicht zu befürchten.

Die Ausführung der Versuche bringt einige Fehlerquellen mit sich, deren Einfluss aber bei genauem Arbeiten beseitigt werden kann. Sie sollen jetzt noch kurz berührt werden.

Fallen die vier Kreuzstreifen eines Sprosses nicht völlig gleich aus, so wird dadurch zwar nicht die Lage ihrer indifferenten Concentration, wohl aber ihre Empfindlichkeit beeinflusst. In solchen Fällen habe ich stets die beiden sich am stärksten krümmenden, also empfindlichsten Streifen der vermuthlichen Grenze zunächst gebracht, wodurch das Resultat nur an Schärfe gewinnen konnte. Wichtiger ist es, dass die Streifen gerade so lange an der Luft bleiben, dass sie dort ihre volle Krümmung annehmen, ohne durch Verdunstung etwas zu verlieren. Denn wird ein Streifen zu rasch in eine Lösung von nahezu indifferenter Concentration gebracht, so wird er hier anfangs seine Krümmung verstärken, auch wenn die Lösung ihm Wasser entzieht, und also in dem nächsten Augenblicke ein Ent-

winden veranlassen wird. Hat der Streifen an der Luft durch Verdunstung Wasser verloren, bevor er in die Lösung gelangte, und liegt die Concentration dieser letzteren nur wenig oberhalb der indifferenten, so beobachtet man gleichfalls erst eine Zunahme und bald darauf eine Abnahme der Windungen. In beiden Fällen rührt die anfängliche Zunahme der Krümmung von dem zu langen resp. zu kurzen Aufenthalt in der Luft her, und ist also für die Bestimmung der indifferenten Concentration nicht entscheidend. Glücklicherweise ist diese Fehlerquelle nur bei langsam diffundirenden Lösungen gefährlich: die stärkere Wirkung der rasch diffundirenden Salze liess eine solche anfängliche Zunahme der Krümmnng in Lösungen oberhalb der indifferenten Concentration nur sehr selten zur Geltung kommen. Unterhalb dieser Concentration ist sie selbstverständlich nicht zu befürchten, und in einiger Entfernung oberhalb kann die Erscheinung gleichfalls niemals eintreten, weil hier den Sprossen zu rasch Wasser entzogen wird.

Ganz besondere Sorgfalt wurde bei meinen Versuchen auf die Herstellung reiner Lösungen verwendet. Da hierbei aber die bekannten Regeln der Chemie gefolgt wurden, so halte ich eine ausführliche Beschreibung für überflüssig. Das wichtigste wird bei den einzelnen Versuchen angegeben werden, soweit es wenigstens nicht bereits in § 2 des vorigen Abschnittes mitgetheilt wurde. Ich verweise deshalb auf die dort beschriebenen Versuche.

§ 2. Beschreibung der Versuche.

Nach der im vorigen Paragraphen beschriebenen Methode habe ich im Juli und August 1882 für die wichtigsten der gewöhnlichen Bestandtheile des Zellsaftes und für einige andere Stoffe die isotonischen Coëfficienten bestimmt. Die Resultate sind in den folgenden Tabellen enthalten, zu deren Erläuterung Folgendes bemerkt werden mag.

Jede Tabelle enthält die Versuche mit Einem Stoffe und die Controleversuche mit Kalisalpeter, welche mit vergleichbaren und in gleicher Weise behandelten Sprossen angestellt wurden. In jeder dieser beiden Hälften der Tabelle giebt jede Horizontalzeile die mit den vier Kreuzstreifen desselben Sprosses gewonnenen Resultate an; jede

Verticalspalte die in derselben Lösung angestellten Versuche; die Concentration der Lösungen ist über den einzelnen Spalten eingetragen worden. Das Zeichen + bedeutet eine Zunahme, — eine Abnahme der Windungen, während bei = keine Aenderung in dem Krümmungszustande eingetreten ist. Für jeden Spross sind gewöhnlich sämmtliche vier Beobachtungen mitgetheilt, obgleich eine oder zwei genügend gewesen wären; in manchen Fällen sind aber, um die Zahl der Spalten nicht unnöthiger Weise zu vergrössern, nur drei der vier Beobachtungen aus meinen Notizen angeführt worden.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass nur die Gesammtheit der mit einer Art angestellten Versuche mit den betreffenden Controleversuchen verglichen werden soll, und dass nicht etwa die beiden in derselben Horizontalzeile stehenden Versuche zu einander in irgendwie innigerer Beziehung stehen als zu den übrigen Sprossen derselben Art in derselben Tabelle. Die Anordnung der verschiedenen mit derselben Art angestellten Experimente ist eine rein zufällige.

Jeder einzelne mit Einem Spross angestellte Versuch hatte zum Zweck, die indifferente Concentration für diesen zu bestimmen, d. h. zu ermitteln, bei welcher Concentration seine Kreuzstreifen sich weder auf- noch abwinden. Aus den in den Tabellen mitgetheilten Beobachtungen an den einzelnen Streifen wurde dieses Resultat nach S. 487 abgeleitet und in die Ind. Conc. (Indifferente Concentration) überschriebene letzte Spalte jeder Hälfte eingetragen. Die mittleren indifferenten Concentrationen, wie sie für dieselbe Art mit der untersuchten Verbindung und mit Kalisalpeter gefunden wurden, sind nach dem vorigen Paragraphen als isotonische Concentrationen zu betrachten, und zur Berechnung der isotonischen Coëfficienten zu verwerthen.

Diese Berechnung findet sich unterhalb der Tabellen. Zunächst habe ich für jede Art die mittlere indifferente Concentration für das betreffende Salz und für den Salpeter berechnet. Für die Salze einbasischer Säuren mit alcalischer Base sind die Aequivalentzahlen und Moleculargewichte dieselben und weisen die in Aeq. ausgedrückten Concentrationen ohne weiteres die Zahl der Molecüle pro Liter an. Das Verhältniss beider Zahlen ist hier also direct verwendbar. Für die Salze der zwei- oder dreibasischen Säuren und

für jene der Erdalkalien bedürfen diese Zahlen aber zuerst der Umrechnung in Molecüle, was je nach der Valenz der betreffenden Verbindung durch Multiplication mit $^1/_2$ resp. $^1/_3$ erreicht und jedesmal angegeben wird.

Bei der Berechnung der Mittelzahlen habe ich die Brüche der Umrechnung in Decimalen vorgezogen und aus diesem Grunde den Gehalt der isotonischen Lösungen an Molecülen pro 100 Liter angegeben. Die Verhältnisse habe ich bis zur dritten Decimale berechnet, die isotonischen Coëfficienten nur bis zur zweiten.

I. Rohrzucker.

Rohrzucker. $C_{12} H_{22} O_{11}$. Mol.-Gew. 342.

Die Lösungen wurden aus reinstem Kandiszucker, welcher pro Gramm weniger als 1 Milligramm Asche enthielt, bereitet, und nach Procenten dargestellt. Salpeterlösungen in Aequivalenten. Als Versuchsmaterial dienten junge, die seitlichen Inflorescenzen tragende Sprosse von Centranthus ruber, Blüthenstiele von Eschscholtzia californica, Rudbeckia triloba und von männlichen Blüthen der Lagenaria vulgaris.

	Rohrzucker.							Kalisalpeter.					
	8	8.5	9	9.5	10	10.5	Ind. Conc.	0.12	0.14	0.16	0.18	0.20	Ind. Conc.
Centranthus ruber . . .				+	—	—	9.75 %		+	+	+	—	0.19
Nr. II				+	=	—	10		+	+	+	—	0.19
Nr. III				+	—	—	9.75		+	+	=	—	0.18
Rudbeckia triloba . . .			+	+	=	—	10		+	+	—	—	0.17
Nr. II			+	—	—	—	9.25		+	+	=	—	0.18
Nr. III			+	+	=	—	10		+	+	—	—	0.17
Nr. IV			+	+	—	—	9.75						
Eschscholtzia californica			+	+	—		9.75		+	+	—	—	0.17
Nr. II			+	=	—	—	9.5		+	+	—	—	0.17
Nr. III			+	=	—	—	9.5		+	+	—	—	0.17
Nr. IV			+	—	—	—	9.25						
Lagenaria vulgaris . . .	+	=	—	—			8.5	+	=	—			0.14
Nr. II	+	—	—	—			8.25	+	+	—			0.15
Nr. III	+	—	—	—			8.25	+	=	—			0.14

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Rohrzucker.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$9^5/_6 \times \frac{1}{342}$	$18^2/_3$	0.649
Rudbeckia triloba	$9^3/_4 \times \frac{1}{342}$	$17^1/_3$	0.608
Eschscholtzia californica	$9^1/_2 \times \frac{1}{342}$	17.0	0.612
Lagenaria vulgaris	$8^1/_3 \times \frac{1}{342}$	$14^1/_3$	0.588

Somit ist für Rohrzucker:

das mittlere Verhältniss zwischen den isotonischen Concentrationen 0.614,

der isotonische Coëfficient . . . . 1.84.

II. Invertzucker.

Invertzucker (Dextrose und Levulose) $C_6 H_{12} O_6$. Molec.-Gew. 180.

Die vollständig invertirte Rohrzuckerlösung wurde auf etwa 10 pCt. Invertzucker verdünnt; sie enthielt nun 10.20 pCt. Trockensubstanz und keine Asche (vergl. S. 454).

Die für die Versuche bestimmten Lösungen sind nach Procenten dargestellt, und durch Verdünnung aus jener ersten Lösung bereitet.

Als Versuchsmaterial dienten, ausser den im vorigen Versuche genannten Arten, noch die Blüthenstiele von Cephalaria leucantha.

	Invertzucker.						Kalisalpeter.						
	4.5	5.0	5.5	6.0	6.5	Ind. Conc.	0.14	0.16	0.18	0.20	0.22	0.24	Ind. Conc.
Centranthus ruber . .		=	—	—	—	5.0 %		=	—	—	—		0.16
Nr. II	+	=	—			5.0	+	=	—	—			0.16
Nr. III	+	=	—			5.0	+	+	—	—			0.17
Nr. IV	+	=	—			5.0	+	=	—	—			0.16
Rudbeckia triloba . .	+	=	—			5.0	+	+	+	—			0.19
Nr. II	+	+	—			5.25	+	+	—	—			0.17
Nr. III	+	+	—			5.25	+	+	—	—			0.17
Nr. IV	+	=	—			5.0							

	Invertzucker.						Kalisalpeter.						
	4.5	5.0	5.5	6.0	6.5	Ind. Conc.	0.14	0.16	0.18	0.20	0.22	0.24	Ind. Conc.
Cephalaria leucantha		+	+	=	—	6.0				=	—	—	0 20
Nr. II			+	+	—	6.25			+	+	=	—	0.22
Nr. III			+	=	—	6 0							
Nr. IV			+	—	—	5.75							

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Invertzucker.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$5.0 \times \frac{1}{180}$	$16^1/_4$	0.585
Rudbeckia triloba	$5^1/_8 \times \frac{1}{180}$	$17^2/_3$	0.620
Cephalaria leucantha	$6.0 \times \frac{1}{180}$	21	0.630

Somit ist für Invertzucker:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 0.612,

der isotonische Coëfficient . . . . 1.84.

Mit denselben Arten und genau in derselben Weise wurde für reinen Traubenzucker des Handels der isotonische Coëfficient zu 1.91 gefunden. Da ich aber die Substanz nicht selbst gereinigt habe, theile ich die betreffenden Versuche nicht mit.

III. Chlorkalium.

K Cl. Mol.-Gew. 74.5.

Reines Chlorkalium wurde durch Umkrystallisiren weiter gereinigt.

Als Versuchsmaterial dienten ausser den früher namhaft gemachten Arten noch die Stiele jugendlicher Blüthenschirme von Sium latifolium und Aethusa Cynapium.

	Chlorkalium.					Kalisalpeter.				
	0.16	0.18	0.20	0.22	Ind. Conc.	0.14	0.16	0.18	0.20	Ind. Conc.
Centranthus ruber	+	+	=	—	0.20	+	+	+	—	0.19
Nr. II	+	=	—	—	0.18	+	+	+	—	0.19
Nr. III	+	+	—	—	0.19	+	+	+	—	0.19
Eschscholtzia californica .	+	—	—		0.17	+	—	—	—	0 15
Nr. II	+	—	—		0.17	+	+	—	—	0.17
Nr. III	+	=	—		0.18	+	+	—	—	0.17
Sium latifolium	+	+	—		0.19	+	+	—	—	0.17
Nr. II	+	=	—		0.18	+	+	—	—	0.17
Nr. III	+	=	—		0.18	+	—	—	—	0.15
Nr. IV	+	—	—		0.17	+	=	—	—	0.16
	0.38	0.32	0.34	0.36		0.28	0.30	0.32	0.34	
Aethusa Cynapium	+	+	—		0.33		+	=	—	0.32
Nr. II	+	+	—	—	0.33	+	=	—	—	0 30
Nr. III	+	+	—	—	0.33	+	+	=	—	0 32

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Chlorkalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	19	19	1.00
Eschscholtzia californica	$17^1/_3$	$16^1/_3$	0.942
Sium latifolium	18	$16^1/_4$	0.903
Aethusa Cynapium	33	$31^1/_3$	0.949

Somit ist für Chlorkalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 0.948,

der isotonische Coëfficient . . . . 2.84.

IV. Chlornatrium.

Na Cl. Mol.-Gew. 58.5.

Das Salz wurde durch Umkrystallisiren gereinigt, und die Reinheit mittelst einer auf Zehntelnormal-Salzsäure gestellten Lösung von salpetersaurem Silber geprüft. Als Versuchsmaterial dienten junge,

die seitlichen Inflorescenzen tragende Sprosse von Centranthus ruber, Blüthenstiele von Eschscholtzia californica, und Seitensprosse von Impatiens Roylii, letztere von einem schattigen Standort.

	Chlornatrium.					Kalisalpeter.					
	0.14	0.16	0.18	0.20	Ind. Conc.	0.12	0.14	0.16	0.18	0.20	Ind. Conc.
Centranthus ruber . . .	+	+	—	—	0.17		+	+	—	—	0.17
Nr. II	+	+	+	—	0.19		+	+	—	—	0.17
Nr. III	+	+	—	—	0.17		+	+	—	—	0.17
Nr. IV	+	+	—	—	0.17		+	+	=	—	0.18
Eschscholtzia californica	+	+	—		0.17		+	+	—		0.17
Nr. II	+	—	—	—	0.15		+	+	—	—	0.17
Nr. III	+	=	—	—	0.16		+	+	—	—	0.17
Nr. IV	+	=	—	—	0.16						
Impatiens Roylii	+	=	—		0.16	+	+	—	—		0.15
Nr. II	+	—	—		0.15	+	+	=	—		0.16
Nr. III	+	—	—		0.15	+	=	—	—		0.14
Nr. IV	+	—	—		0.15	+	+	=	—		0.16

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Chlornatrium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$17\frac{1}{2}$	$17\frac{1}{4}$	0.986
Eschscholtzia californica	16	17	1.062
Impatiens Roylii	$15\frac{1}{4}$	$15\frac{1}{4}$	1.00

Somit ist für Chlornatrium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.016,

der isotonische Coëfficient . . . . 3.05.

V. Oxalsaures Kalium.

$K_2C_2O_4$. Aequivalentzahl 83. Mol.-Gew. 166.

Krystalle: $K_2C_2O_4 + H_2O$. Aequivalentzahl 92. Mol.-Gew. 184.

Das krystallisirte neutrale oxalsaure Kalium des Handels zeigte sich bei Einäscherung im Platinatiegel und Titrirung der Asche als

rein, und wurde somit zu den Versuchen benutzt. Als Versuchsmaterial dienten ausser den jugendlichen, die seitlichen Inflorescenzen tragenden Sprossen von Centranthus ruber, noch jugendliche Blüthenstiele von Rudbeckia triloba und Scorzonera hispanica. Bei der letzteren Art wurden die Controleversuche im Kalisapeter ausnahmsweise 3—4 Stunden später als die Hauptversuche angestellt, die zur Controle verwandten Sprosse haben also bedeutend längere Zeit im Wasser untergetaucht gestanden, als die für den Hauptversuch bestimmten.

	Oxalsaures Kalium.							Kalisalpeter.					
	0.26	0.28	0.30	0.32	0.34	0.36	Ind. Conc.	0.16	0.18	0.20	0.22	0.24	Ind. Conc.
Centranthus ruber .	+	+	=				0.30	+	+	=	—		0.20
Nr. II	+	+	+	—			0.31	+	+	=	—		0.20
Nr. III	+	=	—	—			0.28	+	+	=	—		0.20
Rudbeckia triloba .	+	=	—				0.28	+	+	—	—		0.19
Nr. II	+	=	—				0.28	+	+	—	—		0.19
Nr. III	=	—	—				0.26	+	=	—	—		0.18
Scorzonera hispanica			+	+	=	—	0.34		+	+	—	—	0.21
Nr. II			+	+	—	—	0.33		+	=	—	—	0.20
Nr. III			+	+	—	—	0.33		+	=	—	—	0.20

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Oxalsaures Kalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$29^2/_3 \times ^1/_2$	20	1.348
Rudbeckia triloba	$27^1/_3 \times ^1/_2$	$18^2/_3$	1.366
Scorzonera hispanica	$33^1/_3 \times ^1/_2$	$20^1/_3$	1.220

Somit ist für oxalsaures Kalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.311,

der isotonische Coëfficient . . . . 3.93.

VI. Schwefelsaures Kalium.

$K_2 SO_4$. Aequivalentzahl 87. Mol.-Gew. 174.

Die Versuche wurden mit dem durch Umkrystallisiren gereinigten Salze angestellt. Ausser bereits früher genannten Arten kamen auch jugendliche Schirmstiele von Apium graveolens zur Verwendung.

	Schwefelsaures Kalium.								Kalisalpeter.					
	0.22	0.24	0.26	0.28	0.30	0.32	0.34	Ind. Conc.	0.14	0.16	0.18	0.20	0.22	Ind. Conc.
Centranthus ruber . . .			+	−	−			0.27	+	+	−	−		0.17
Nr. II		+	+	−	−			0.27		+	−	−		0.17
Nr. III		+	=	−	−			0.26	+	+	−	−		0.17
Nr. IV		+	−	−	−			0.25						
Eschscholtzia californica	+	+	−					0.25	+	=	−			0.16
Nr. II	+	=	−	−				0.24	+	+	−			0.17
Nr. III	+	=	−	−				0.24	+	+	−			0.17
Sium latifolium	+	+	=					0.26	+	+	−	−		0.17
Nr. II	+	=	−	−				0.24	+	+	−	−		0.17
Nr. III	+	+	+	−				0.27	+	+	+	−		0.19
Nr. IV	+	+	+	−				0.27	+	+	−	−		0.17
Nr. V	+	+	+	−				0.27						
Apium graveolens . . .						+	−	0.33				+	−	0.21
Nr. II						+	−	0.33			+	−	−	0.19
Nr. III					=	−	−	0.30			+	−	−	0.19
Nr. IV					+	+	−	0.33			+	=	−	0.20

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Schwefelsaures Kalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$26^1/_4 \times ^1/_2$	17	1.295
Eschscholtzia californica	$24^1/_3 \times ^1/_2$	$16^2/_3$	1.370
Sium latifolium	$26^1/_5 \times ^1/_2$	$17^1/_2$	1.336
Apium graveolens	$32^1/_4 \times ^1/_2$	$19^3/_4$	1.224

Somit ist für schwefelsaures Kalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.308,

der isotonische Coëfficient . . . . 3.92.

VII. Phosphorsaures Kalium.

K_2HPO_4. Aequivalentzahl 58. Mol.-Gew. 174.

Die Lösung dieses Salzes wurde dargestellt, indem reine Phosphorsäure mit zwei Drittel Aequivalent reinem kohlensaurem Kalium versetzt, und die Kohlensäure durch vorsichtiges Erwärmen entfernt wurde. Durch Verdünnung auf ein vorher bestimmtes Volum wurden dann die Lösungen für die Versuche gemacht. Sie reagirten auf Lakmusspapier amphotisch. Versuche lehrten, dass Kreuzstreifen in Lösungen dieses Salzes von nahezu indifferenter Concentration ihre Krümmung während mehrerer Stunden vergrössern, und nach etwa 12 Stunden noch völlig turgescent und lebendig sind; die Lösungen dürfen somit für die Hauptversuche als unschädlich betrachtet werden. Zu dem früheren Versuchsmaterial kamen noch junge Blüthenstiele männlicher Blüthen von Lagenaria vulgaris.

	Phosphorsaures Kalium.							Kalisalpeter.				
	0.36	0.38	0.40	0.42	0.44	0.46	Ind. Conc.	0.14	0.16	0.18	0.20	Ind. Conc.
Centranthus ruber . . .			+	—	—	—	0.41	+	+	+	=	0.20
Nr. II			+	=	—		0.42		+	+	—	0.19
Nr. III			+	+	—	—	0.43		+	+	—	0.19
Nr. IV			+	+	+	=	0.46					
Impatiens Roylii		+	=	—			0.40	+	+	—	—	0.17
Nr. II		=	—	--			0.38	+	=	—	—	0.16
Nr. III	=	—	—	—			0.36	+	=	—	—	0.16
	0.30	0.32	0.34	0.36	0.38	0.40		0.12	0.14	0.16	0.18	
Lagenaria vulgaris . .	+	—	—				0.31	+	=	—	—	0.14
Nr. II	+	+	—				0.33	+	=	—	—	0.14
Nr. III								+	+	—	—	0.15
Sium latifolium			+	+	+	—	0.39		+	=	—	0.16
Nr. II			+	=	—	—	0.36		+	+	—	0.17
Nr. III			+	=	—	—	0.36		+	—	--	0.15

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten somit pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Phosphorsaures Kalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$43 \times {}^1/_3$	$19^1/_3$	1.349
Impatiens Roylii	$38 \times {}^1/_3$	$16^1/_3$	1.289
Lagenaria vulgaris	$32 \times {}^1/_3$	$14^1/_3$	1.344
Sium latifolium	$37 \times {}^1/_3$	16	1.297

Somit ist für phosphorsaures Kalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.320,

der isotonische Coëfficient . . . . 3.96.

VIII. Weinsaures Kalium.

$K_2 C_4 H_4 O_6$. Aequivalentzahl 113. Mol.-Gew. 226.

Die Lösung wurde durch vorsichtiges Mischen äquivalenter Mengen von reiner krystallisirter Weinsäure und reinem kohlensaurem Kalium, und Entfernung der Kohlensäure durch Erwärmung dargestellt. Die krystallisirte Säure hinterliess beim Verbrennen pro Gramm 1 Milligr. Asche; ein Aequivalent, in Milligrammen ausgedrückt (0.075 Gr.) erforderte zur Neutralisation genau 10.0 CC einer zehntelnormalen Kalilösung.

	Weinsaures Kalium.						Kalisalpeter.						
	0.18	0.21	0.24	0.27	0.30	Ind. Conc.	0.12	0.14	0.16	0.18	0.20	0.22	Ind. Conc.
Centranthus ruber .			+	+	—	0.285			+	+	=	—	0.20
Nr. II			+	+	—	0.285			+	+	—	—	0.19
Nr. III			+	=	—	0.27			+	+	—	—	0.19
Nr. IV			+	+	—	0.285							
Rudbeckia tribola .			+	+	—	0.285			+	=	—	—	0.18
Nr. II			+	+	—	0.285			+	+	=	—	0.20
Nr. III			=	—	—	0.24			+	+	—	—	0.19
Nr. IV			+	—	—	0.255							
Impatiens Roylii . .	+	+	=	—		0.24	+	+	—	—			0.15
Nr. II	+	=	—	—		0.21	+	+	—	—			0.15
Nr. III	+	+	=	—		0.24	+	=	—	—			0 14
Nr. IV	+	+	+	—		0.255	+	+	—	—			0.15
	0.30	0.33	0.36	0.39	0.42		0.20	0.22	0.24	0.26	0.28		
Cephalaria leucantha	+	+	—			0.345	+	+	=	—			0.24
Nr. II	+	+	+	—		0.375		+	—	—	—		0.23
Nr. III	+	+	+	=		0.39		+	=	—	—		0.24
Nr. IV		+	+	=	—	0.39		+	=	—	—		0.24

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Weinsaures Kalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$28^1/_8 \times ^1/_2$	$19^1/_3$	1.375
Rudbeckia triloba	$26^5/_8 \times ^1/_2$	19	1.427
Impatiens Roylii	$23^5/_8 \times ^1/_2$	$14^3/_4$	1.248
Cephalaria leucantha	$37^1/_2 \times ^1/_2$	$23^3/_4$	1.267

Somit ist für weinsaures Kalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.329,

der isotonische Coëfficient . . . . 3.99.

IX. Aepfelsaures Kalium.

$K_2 C_4 H_4 O_5$. Aequivalentzahl 105. Mol.-Gew. 210.

Das Salz wurde in derselben Weise bereitet, wie in dem vorhergehenden Versuche. Ueber die Reinheit der Aepfelsäure vergleiche man Abschnitt II, § 2, Seite 462. Als Versuchsmaterial dienten bereits früher erwähnte Arten.

	Aepfelsaures Kalium.								Kalisalpeter.							
	0.18	0.21	0.24	0.27	0.30	0.33	0.36	Ind. Conc.	0.12	0.14	0.16	0.18	0.20	0.22	0.24	Ind. Conc.
Centranthus ruber .			+	+	−	−		0.285			+	+	−	−		0.19
Nr. II			+	+	−	−		0.285			+	+	=	−		0.20
Nr. III			+	+	=	−		0 30			+	+	=	−		0.20
Nr. IV			+	+	−	−		0.285								
Rudbeckia triloba .			+	+	=	−		0.30			+	+	−	−		0.19
Nr. II			+	=	−	−		0.27			+	+	−	−		0.19
Nr. III			+	+	−	−		0.285			+	+	−	−		0.19
Nr. IV			+	−	−	−		0.255								
Cephalaria leucantha					+	−	−	0.315				+	+	=		0.22
Nr. II				+	+	−	−	0.315				+	+	+	−	0.23
Nr. III				+	+	=	−	0.33					+	+	−	0.23
Nr. IV				+	+	+	−	0 345					+	+	=	0.24
Impatiens Roylii . .	+	+	−					0.225	+	+	−	−				0.15
Nr. II	+	=	−	−				0 21	+	−	−	−				0.13
Nr. III	+	+	=	−				0.24	+	=	+	+				0.17
									+	+	−	−				0.15

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Aepfelsaures Kalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$28^7/_8 \times ^1/_2$	$19^2/_3$	1.362
Rudbeckia triloba	$27^3/_4 \times ^1/_2$	19	1.369
Cephalaria leucantha	$32^5/_8 \times ^1/_2$	23	1.410
Impatiens Roylii	$22^1/_2 \times ^1/_2$	15	1.333

Somit ist für äpfelsaures Kalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.3685,

der isotonische Coëfficient . . . . 4.11.

X. Citronensaures Kalium.

$K_3 C_6 H_6 O_7$. Aequivalentzahl 102. Mol.-Gew. 306.

Für die Bereitung des Salzes und der Lösungen vergleiche man im zweiten Abschnitt § 2, Versuch VI., S. 456.

Als Versuchsmaterial dienten jugendliche Sprosse bereits früher erwähnter Arten.

	Citronensaures Kalium.							Kalisalpeter.						
	0.24	0.27	0.30	0.33	0.36	0.39	Ind. Conc.	0.12	0.14	0.16	0.18	0.20	0.22	Ind. Conc.
Centranthus ruber .				+	+	—	0 375		+	+	+	—		0.19
Nr. II				+	+	—	0.375			+	+	—	—	0.19
Nr. III				+	+	—	0.375			+	+	+	—	0.21
Nr. IV				+	—	—	0.345			+	+	—	—	0.19
Rudbeckia triloba .				+	=	—	0.36		+	+	+	—		0,19
Nr. II				=	—	—	0.33		+	+	+	=		0.20
Nr. III				+	=	—	0.36			+	+	—	—	0.19
Nr. IV				+	=	—	0.36			+	+	—	—	0.19
Impatiens Roylii . .	+	+	—	—			0.285	+	=	—	—			0.14
Nr. II	+	+	=	—			0.30	+	—	—	—			0.13
Nr. III	=	—	—	—			0 24	+	+	—				0.15
Nr. IV	+	=	—	—			0.27	+	—	—				0.13

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Citronensaures Kalium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$36^3/_4 \times {}^1/_3$	$19^1/_2$	1.591
Rudbeckia triloba	$35^1/_4 \times {}^1/_3$	$19^1/_4$	1.638
Impatiens Roylii	$27^3/_8 \times {}^1/_3$	$13^3/_4$	1.507

Somit ist für citronensaures Kalium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.579,

der isotonische Coëfficient . . . . 4.74.

XI. Aepfelsaures Magnesium.

$Mg\,C_4\,H_4\,O_5$. Aequivalentzahl 78. Mol.-Gew. 156.

Die gesättigte Lösung des äpfelsauren Magnesiums entzieht den wachsenden Zellen kein Wasser; diese nehmen solches im Gegentheil aus ihr auf, und Kreuzstreifen erhöhen in ihr also ihre Krümmung. Aus diesem Grunde habe ich für die Versuche übersättigte Lösungen hergestellt; warm bereitet halten sie sich nach Abkühlung auf die Temperatur des Zimmers einige Stunden, häufig sogar einige Tage lang.

Die geringe Diffusibilität des Salzes erlaubte eine Bestimmung der indifferenten Concentration nur für die beiden empfindlichsten Arten, welche mir jetzt zur Verfügung standen.

	Aepfelsaures Magnesium.					Kalisalpeter.				
	0.64	0.68	0.72	0.76	Ind. Conc.	0.16	0.18	0.20	0.22	Ind. Conc.
Centranthus ruber . . .	+	+	=	—	0.72	+	=	—	—	0.18
Nr. II	+	+	—	—	0.70	+	=	—	—	0.18
Nr. III	+	=	—	—	0.68	+	=	—	—	0.18
Nr. IV	+	+	—	—	0.70					
Rudbeckia triloba . . .	+	—	—	—	0.66	+	+	=	—	0.20
Nr. II	+	=	—	—	0.68	+	+	—	—	0.19
Nr. III	+	—	—	—	0.66	+	+	—	—	0.19
Nr. IV	+	+	—	—	0.70					

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Aepfelsaures Magnesium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$70 \times {}^1/_2$	18	0.514
Rudbeckia triloba	$67^1/_2 \times {}^1/_2$	$19^1/_3$	0.573

Somit ist für äpfelsaures Magnesium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 0.543,

der isotonische Coëfficient . . . . 1.63.

Aepfelsaures Calcium ist so wenig in Wasser löslich, dass es in concentrirter Lösung noch eine starke Aufrollung der Sprossstreifen gestattet, ich konnte aus diesem Grunde den isotonischen Coëfficienten für dieses Salz nicht ermitteln. Ich habe aber eine Lösung von äquivalenten Theilen äpfelsauren Calciums und äpfelsauren Kaliums bereitet und mit dieser einige Versuche ausgeführt. Obgleich sie keine sehr genauen Resultate lieferten, zeigten sie doch, dass der isotonische Coëfficient des Kalksalzes nicht beträchtlich von dem des Magnesiumsalzes verschieden sein kann.

XII. Schwefelsaures Magnesium.

$MgSO_4$. Aequivalentzahl 60. Mol.-Gew. 120.

Krystalle: $MgSO_4 + 7\ H_2O$. Mol.-Gew. 246.

Die Versuche wurden mit dem reinen Salze des Handels angestellt.

Ausser mehrfach erwähnten Arten dienten zu den Versuchen noch die Stiele jugendlicher Blüthenschirme von Levisticum officinale und Oenanthe silaifolia.

	Schwefelsaures Magnesium.					Kalisalpeter.				
	0.50	0.55	0.60	0.65	Ind. Conc.	0.14	0.16	0.18	0.20	Ind. Conc.
Centranthus ruber . . .	+	=	—	—	0.55	+	+	—	—	0.17
Nr. II	+	+	—	—	0.575	+	=	—	—	0.16
Nr. III	+	+	—	—	0.575	+	+	—		0.17
Levisticum officinale . .		=	—	—	0.55		+	—	—	0.17
Nr. II	+	=	—	—	0.55	+	+	—	—	0.17
Nr. III	+	=	—	—	0.55	+	=	—	—	0.16
Oenanthe silaifolia . . .		+	=	—	0.60		+	—	—	0.17
Nr. II		+	—		0.575	+	+	—	—	0.17
Nr. III	+	+	=	—	0.60	+	+	—	—	0.17
Nr. IV	+	=	—	—	0.55					
	0.35	0.40	0.45	0.50		0.10	0.12	0.14	0.16	
Impatiens Roylii	+	+	—	—	0.425		=	—	—	0.12
Nr. II	+	=	—	—	0.40	+	+	—	—	0.13
Nr. III	+	+	—	—	0.425	+	=	—	—	0.12

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die einzelnen Arten enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Molecüle:

	Schwefelsaures Magnesium.	KNO_3	Verhältniss.
Centranthus ruber	$56^2/_3 \times {}^1/_2$	$16^2/_3$	0.588
Levisticum officinale	$55 \times {}^1/_2$	$16^2/_3$	0.606
Oenanthe silaifolia	$58^1/_8 \times {}^1/_2$	17	0.585
Impatiens Roylii	$41^2/_3 \times {}^1/_2$	$12^1/_3$	0.592

Somit ist für schwefelsaures Magnesium:

das mittlere Verhältniss der isotonischen Concentrationen 0.593,

der isotonische Coëfficient . . . . . . 1.78.

XIII. Citronensaures Magnesium.

$Mg_3 (C_6 H_5 O_7)_2$. Aequivalentzahl 75. Mol.-Gew. 450.

Ebenso wie beim äpfelsauren Magnesium mussten auch hier übersättigte Lösungen benutzt werden. Das Salz wurde in derselben Weise wie jenes dargestellt; die Lösungen aus der ursprünglichen

Lösung durch Verdünnung auf ein bestimmtes Volum bereitet. Die sehr geringe Diffusibilität liess nur eine Bestimmung mit Rudbeckia triloba zu.

	Citronensaures Magnesium.					Kalisalpeter.				
	0.92	0.96	1.00	1.04	Ind. Conc.	0.16	0.18	0.20	0.22	Ind. Conc.
Rudbeckia triloba. . . .	+	+	—	—	0.98	+	+	=	—	0.20
Nr. II	+	+	—	—	0.98	+	+	—	—	0.19
Nr. III	+	=	—	—	0.96	+	+	—	—	0.19
Nr. IV	+	+	+	—	1.02					

Die mittleren indifferenten Concentrationen für die beiden Salze enthalten also pro 100 Liter die folgenden Anzahlen Moleciile:

	Citronensaures Magnesium.	KNO_3	Verhältniss.
Rudbeckia triloba	$97\frac{1}{2} \times \frac{1}{6}$	$19\frac{1}{3}$	1.177

Somit ist für citronensaures Magnesium:

das Verhältniss der isotonischen Concentrationen 1.177,

der isotonische Coëfficient . . . . 3.53.

Abschnitt IV.

Resultate.

§ 1. Grundzüge der Lehre von den isotonischen Coëfficienten.

Nachdem wir in den vorhergehenden Abschnitten die physiologischen Methoden kennen lernten, mittelst deren man die Affinität gelöster Verbindungen zu Wasser in verdünnten Lösungen messen kann, und wir diese Messung für die wichtigsten im pflanzlichen

Zellsaft verbreiteten Körper systematisch durchgeführt haben, wollen wir jetzt die gewonnenen Zahlen zusammenstellen und untersuchen, welche Resultate sich aus ihnen ableiten lassen. Zu diesem Zwecke ordnen wir sie zunächst in eine Tabelle zusammen und bringen sie dabei in die drei Gruppen der metallfreien organischen Verbindungen, der Salze der Alkalimetalle und der Salze der Erdalkalien unter. In jeder Gruppe folgen die einzelnen Glieder nach der aufsteigenden Reihe der isotonischen Coëfficienten aufeinander. Die Anordnung ist also eine rein empirische; sie lässt aber auf dem ersten Blick das Gesetz der isotonischen Coëfficienten erkennen.

Wie in der Einleitung mitgetheilt wurde, sind die isotonischen Coëfficienten nicht nach Gewichtsprocenten der einzelnen Verbindungen, sondern auf Grammmolecüle berechnet. Die Zahlen der Tabelle weisen also die relative Affinität zu Wasser für je eine gleiche Anzahl von Molecülen (H = 1 Gramm) in demselben Lösungsvolum an.

Anmerkung zu der Tabelle. Die Zahlen der dritten Spalte sind sämmtlich nach der vergleichenden plasmolytischen Methode gewonnen, mit alleiniger Ausnahme derjeniger für Rohrzucker, Chlorkalium und schwefelsaures Kalium. Die beiden letzteren Salze sind nach der plasmolytischen Transportmethode untersucht; für den Rohrzucker ist das Mittel aus den nach beiden Methoden ausgeführten Bestimmungen eingetragen. Vergl. S. 479, 474 und 477. Oxalsäure, Traubenzucker und äpfelsaurer Kalk sind nicht in die Tabelle aufgenommen, man vergleiche für diese S. 463, 499 resp. 509, und für den Werth der mit diesen erhaltenen Resultate S. 518.

Uebersichtstabelle der isotonischen Coëfficienten.

Stoffe.	Formeln.	Isot. Coëff.	
		nach der plasmolyt. Methode	nach der Methode d. Gewebesp.
I. Gruppe.			
Invertzucker	$C_{12} H_{22} O_{11}$	1.88	1.84
Rohrzucker	$C_6 H_{12} O_6$	1.88	1.84
Aepfelsäure	$C_4 H_6 O_5$	1.98	
Weinsäure	$C_4 H_6 O_6$	2.02	
Citronensäure	$C_6 H_8 O_7$	2.02	

Stoffe.	Formeln.	Isot. Coëff.	
		nach der plasmolyt. Methode.	nach der Methode d. Gewebesp.
II. Gruppe A.			
Salpetersaures Natrium	$Na\,NO_3$	3.0	
Chlorkalium	$K\,Cl$	3.0	2.84
Chlornatrium	$Na\,Cl$		3.05
Chlorammonium	$NH_4\,Cl$	3.0	
Essigsaures Kalium	$K\,C_2\,H_3\,O_4$	3.0	
Doppeltsaures citronens. Kalium	$K\,H_2\,C_6\,H_5\,O_7$	3.05	
II. Gruppe B.			
Oxalsaures Kalium	$K_2\,C_2\,O_4$		3.93
Schwefelsaures Kalium	$K_2\,SO_4$	3.9	3.92
Phosphorsaures Kalium	$K_2\,HPO_4$		3.96
Weinsaures Kalium	$K_2\,C_4\,H_4\,O_6$		3.99
Aepfelsaures Kalium	$K_2\,C_4\,H_4\,O_5$		4.11
Einfachsaures citronens. Kalium	$K_2\,HC_6\,H_5\,O_7$	4 08	
II. Gruppe C.			
Citronensaures Kalium	$K_3\,C_6\,H_5\,O_7$	5.01	4.74
III. Gruppe A.			
Aepfelsaures Magnesium	$Mg\,C_4\,H_5\,O_5$	1.88	1.63
Schwefelsaures Magnesium	$Mg\,SO_4$	1.96	1.78
III. Gruppe B.			
Citronensaures Magnesium	$Mg_3\,(C_6\,H_5\,O_7)_2$	3 88	3.53
Chlormagnesium	$Mg\,Cl_2$	4.33	
Chlorcalcium	$Ca\,Cl_2$	4 33	

Bevor wir dazu schreiten, die sich aus dieser Tabelle ergebenden Resultate einzeln vorzuführen, haben wir zunächst die nach den beiden befolgten Methoden erhaltenen Zahlen mit einander zu vergleichen. Dabei ergiebt sich, dass wo nach beiden mit derselben Verbindung gearbeitet wurde, die Resultate eine befriedigende Uebereinstimmung zeigen. Solches ist auch für oxalsaures und weinsaures Kalium der Fall, wie Seite 475 hervorgehoben wurde. Ferner zeigen auch die zu derselben Gruppe gehörigen Verbindungen nahezu dieselben Zahlen, auch wenn diese nach verschiedenen Methoden bestimmt wurden, und es darf also als experimentell gesichert betrachtet werden, dass die isotonischen Coëfficienten von der Art der angewandten Methode der Hauptsache nach unabhängig sind,

dass sie also für sämmtliche Turgorprocesse die gleiche Gültigkeit besitzen. Es war dieses Resultat vorauszusehen, da ja unsere Coëfficienten, ihrer Natur nach, keine physiologischen sind, sondern eine rein physikalische Bedeutung haben, d. h. von den Eigenschaften des Lebens durchaus unabhängig sind.

Die erwähnte Uebereinstimmung unterliegt aber in den drei letzten Gruppen einer Beschränkung, indem hier die Zahlen weiter auseinander weichen, als den möglichen Beobachtungsfehlern entspricht. In dem ersten Abschnitte S. 439 und in § 1 des dritten Abschnittes S. 493 habe ich bereits darauf hingewiesen, dass nach der Methode der Gewebespannung, bei diesen langsam diffundirenden Verbindungen, wegen der kurzen Dauer der Versuche, die isotonischen Coëfficienten etwas zu niedrig gefunden werden müssen, und thatsächlich ist die Abweichung hier immer eine solche, wie nach jenen Erörterungen zu erwarten war.

Bei unseren ferneren Betrachtungen werden wir also für diese Gruppen nur die nach der plasmolytischen Methode erhaltenen Zahlen in Rechnung bringen müssen, und dasselbe werden wir auch auf die beiden Zuckerarten anwenden können. Glücklicherweise wird hierdurch aber nicht die Natur unserer Folgerungen, sondern nur der Grad ihrer Genauigkeit beeinflusst.

Aus unserer Tabelle ergeben sich nun drei empirische Gesetze, welche innerhalb der Grenzen unserer Untersuchung die isotonische Coëfficienten der einzelnen Körper bestimmen.

1. Gesetz. Die isotonischen Coëfficienten haben für die Glieder einer und derselben Gruppe nahezu denselben Werth.

Die Gruppen sind äusserst natürliche, und werden theils von der Natur und der Anzahl der in den Verbindungen enthaltenen Metallatome, theils von der Anzahl der Säureatome bestimmt. Sie lassen sich, wie folgt, unterscheiden (vergl. S. 428):

		Min.	Max.
1. Gruppe.	Organische metallfreie Verbindungen	1.88	2.02
2. Gruppe.	Salze der Alkalimetalle mit je einem Atom Alkali im Molecül	3.0	3.05
3. Gruppe.	Salze der Alkalimetalle mit je zwei Atomen Alkali im Molecül	3.9	4.11

		Min.	Max.
4. Gruppe.	Salze der Alkalimetalle mit je drei Atomen Alkali im Molecül	5.0	
5. Gruppe.	Salze der Erdalkalien mit je einer Atomgruppe der Säure im Molecül .	1.88	1.96
6. Gruppe.	Salze der Erdalkalien mit je zwei Atomgruppen der Säure im Molecül .	3.88	4.33

Jeder Gruppe habe ich den niedrigsten und den höchsten Coëfficienten beigefügt; wo dieser für dieselbe Verbindung nach beiden Methoden bestimmt wurde, wählte ich stets das Resultat der plasmolytischen Methode.

Zu diesen Gruppen möchte ich noch folgendes bemerken:

Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch die übrigen, von mir nicht untersuchten Substanzen, welche der Definition nach in eine dieser Gruppen gehören, den ihr entsprechenden isotonischen Coëfficienten haben, dass das Gesetz also für diese Gruppen allgemeine Gültigkeit hat. Ich finde in dem Gang meiner Untersuchung eine sehr starke Stütze für diese Meinung. Die Zahlen der zweiten Methode sind nach rein empirischen Versuchen, jedesmal ohne theoretische Berechnung gewonnen; die der plasmolytischen Methode aber fast alle nach dem Gesetze im Voraus berechnet. In jedem einzelnen Falle wurde die Berechnung durch die Erfahrung bestätigt, es wird dieses also auch wohl in anderen Fällen zu erwarten sein.

Die Natur der Gruppen betreffend ist zunächst zu bemerken, dass die Salze organischer und anorganischer, sowie diejenigen starker und schwacher Säuren sich in dieser Beziehung gleich verhalten. Dasselbe gilt von den neutralen und sauren Salzen der mehrbasischen Säuren. Hervorzuheben sind in dieser Beziehung als ein lehrreiches Beispiel die Verbindungen von Citronensäure und Kalium:

		Isot. Coëff.
Freie Citronensäure	$H_3\ C_6H_5O_7$	2.02
Doppeltsaures citronens. Kalium	$KH_2\ C_6H_5O_7$	3.05
Einfachsaures citronens. Kalium	$K_2H\ C_6H_5O_7$	4.08
Neutrales citronens. Kalium . .	$K_3\ C_6H_5O_7$	5.01

Unter den organischen Verbindungen verhalten sich die Säuren wie die neutralen Kohlenhydrate, und dasselbe gilt nach einigen weiteren Versuchen auch für stickstoffhaltige organische Verbindungen (wie z. B. Asparagin).

2. Gesetz. Die isotonischen Coëfficienten der verschiedenen chemischen Gruppen verhalten sich nahezu zu einander wie 2:3:4:5.

Berechnen wir für jede Gruppe den mittleren isotonischen Coëfficienten, so finden wir:

Gruppe.	Beispiel.	Mittl. isot. Coëff.	Ders. abgerundet.
I.	Zucker	1.96	2
II.	$K\,NO_3$	3.02	3
III.	$K_2\,SO_4$	4.00	4
IV.	$K_3\,C_6\,H_5\,O_7$	5.01	5
V.	$Mg\,SO_4$	1.92	2
VI.	$Mg\,Cl_2$	4.18	4

In der letzten Spalte habe ich die isotonischen Coëfficienten in abgerundeten Zahlen gegeben, und es zeigt sich, dass nur in den beiden letzteren Gruppen (Salze der Erdkalien), die Abweichung der empirischen Mittelzahl von der abgerundeten mehr als 0,05 beträgt.

Eine Vergleichung dieser abgerundeten Mittelzahlen mit den Coëfficienten der einzelnen Verbindungen, oder mit den Seite 514 genannten Maximis und Minimis führt ferner zu der Ueberzeugung, dass letztere von den ersteren nur selten um mehr als 0.12 abweichen. Grössere Abweichungen zeigen nämlich nur das Chlorcalcium und das Chlormagnesium.

Es fragt sich nun, ob diese Abweichungen thatsächlichen Differenzen zwischen den einzelnen Gliedern der Gruppe entsprechen oder nicht? Mit anderen Worten, ob das Bestehen solcher Differenzen durch sie bewiesen wird. Dabei lassen wir zunächst die beiden genannten Chloride ausser Betracht. Um nun hierüber zu entscheiden, brauchen wir einfach festzustellen, ob diese Unterschiede ausserhalb der Beobachtungsfehler fallen, oder anderenfalls durch diese bedingt sein können. Letzteres ist nun ohne Zweifel der Fall, weil die Differenzen zwischen den einzelnen Versuchen, welche zur Ermittelung des isotonischen Coëfficienten derselben Verbindung nach derselben Methode angestellt wurden, im Allgemeinen von derselben Ordnung sind, wie die Unterschiede zwischen den Mittelzahlen der verschiedenen, zu derselben Gruppe gehörigen Stoffe. Nicht selten waren jene sogar etwas grösser als letztere.

Die Mittelzahlen selbst müssen also häufig mit Fehlern behaftet

sein, denen Differenzen von 0.01 bis 0.12 wohl zugeschrieben werden dürfen, und unsere Versuche beweisen somit wohl, dass die isotonischen Coëfficienten für die Glieder einer Gruppe nahezu dieselben sind; sie entscheiden aber nicht, ob zwischen ihnen geringe Differenzen vorhanden sind.

Diesen Betrachtungen gegenüber ist es selbstverständlich, dass in den isotonischen Coëfficienten die zweite Decimalstelle jedenfalls kein Vertrauen verdient, und dass also Abrundung auf höchstens Eine Decimalstelle vorgeschrieben ist. Ich gehe noch einen Schritt weiter, und runde die Coëfficienten auf ganze Zahlen ab, und sage also:

Die isotonischen Coëfficienten der von mir untersuchten Verbindungen sind nahezu gleich 2, 3, 4 und 5. Ihre experimentell gefundenen Werthe weichen von diesen Zahlen nicht um mehr als 0.12 ab. Ausnahme machen nur die Chloride der Erdalkalien, deren Abweichung + 0.33 beträgt.

Für die folgenden Betrachtungen, sowie für die Anwendung unserer Zahlen auf die Analyse der Turgorkraft, reicht dieser Grad von Genauigkeit völlig aus, und werden wir also stets die isotonischen Coëfficienten einfach als ganze Zahlen behandeln. Die Abweichung der beiden genannten Chloride darf allerdings nicht vernachlässigt werden, jedoch spielen diese Verbindungen bei der Analyse der Turgorkraft keine Rolle.

Es wäre von grossem Interesse den Bestimmungen der isotonischen Coëfficienten eine grössere Genauigkeit zu geben, sei es durch Ableitung der Mittelzahlen aus grösseren Versuchsreihen, durch Verbesserung der Methode oder durch Anwendung völlig neuer Methoden.

Bei manchen Verbindungen würde auch wohl eine noch grössere Reinheit der Lösungen erreicht werden können, als mir bisher möglich war. Es ist meine feste Ueberzeugung, dass durch derart fortgesetzte Studien die Abweichungen der einzelnen Stoffe von den Mittelzahlen der Gruppen stets geringer gefunden werden werden, und dass unsere abgerundeten Werthe mit dem experimentellen Befunde noch genauer übereinstimmen werden, als solches augenblicklich der Fall ist.

Die Abweichung der Chloride aber wird sich voraussichtlich auch bei weiteren Versuchen bestätigen; ich vermuthe, dass sie von

der Concentration der angewandten Flüssigkeiten abhängt, und bei bedeutend stärkerer Verdünnung ebenfalls verschwinden würde. Zwei Gründe lassen sich für diese Vermuthung anführen. Erstens darf man im Allgemeinen erwarten, dass die hier studirten Beziehungen um so klarer hervortreten werden, je verdünnter die untersuchten Lösungen sind.[1]) Zweitens habe ich den Grad der Plasmolyse für stärkere Lösungen dieser beiden Salze mit den entsprechenden Lösungen des Kalisalpeters verglichen. Nach unseren Coëfficienten (4 für $Ca Cl_2$ und $Mg Cl_2$; 3 für KNO_3) berechnet, müssten Lösungen von 1.5 Aeq. dieser beiden Chloride isotonisch sein mit 1 Aeq. Kalisalpeter; thatsächlich übten sie auf Spirogyrazellen, welche sich zu diesem Versuch besonders eigneten, eine auffallend viel stärkere wasserentziehende Wirkung aus. Auch ist nicht zu vergessen, dass sehr starke Lösungen dieser beiden Salze an der Luft Wasserdunst aufnehmen.

Giebt man die Richtigkeit der Meinung, dass die beobachteten Abweichungen vorwiegend von Versuchsfehlern herrühren, zu, so leuchtet ein, dass die Bestimmung der isotonischen Coëfficienten für bis jetzt noch nicht untersuchte Verbindungen auch in Zweifelsfällen eine äusserst einfache wird, indem es nunmehr nur noch darauf ankommt zu entscheiden, zu welcher Gruppe eine Verbindung gehört. Hat man aus der chemischen Formel den wahrscheinlichsten isotonischen Coëfficienten berechnet, so hat man nur Lösungen herzustellen, welche voraussichtlich mit 0.10—0.16 Aeq. Kalisalpeter isotonisch sind, und diese in üblicher Weise experimentell mit den Salpeterlösungen zu vergleichen. Schon der erste Versuch entscheidet völlig über die Richtigkeit der Berechnung, und wenn die Verbindung im Handel auch nur annähernd rein zu haben ist, so kann bei einer derartigen Entscheidung eine weitere Reinigung häufig ganz umgangen werden. Wenige Stunden genügen dann zur Ermittelung eines neuen Coëfficienten. In dieser Weise können meine nebenbei gemachten Bestimmungen mit Oxalsäure (S. 463), Traubenzucker (S. 499) und äpfelsaurem Kalk (S. 509) als experimentelle Belege für deren isotonische Coëfficienten: 2, 2 und 4 angenommen werden, wenngleich sie aus verschiedenen Gründen nicht so genaue Resul-

1) Vielleicht stehen manche der bei den übrigen Verbindungen beobachteten Abweichungen gleichfalls unter dem Einflusse der Concentration.

tate lieferten, wie die Hauptversuche mit den in der Tabelle S. 512 angeführten Stoffen.

3. Gesetz. Jede Säure und jedes Metall hat in allen Verbindungen denselben partiellen isotonischen Coëfficienten; der Coëfficient eines Salzes ist gleich der Summe dieser partiellen Coëfficienten für die constituirenden Bestandtheile.

Diese partiellen isotonischen Coëfficienten sind:

für jede Atomgruppe einer Säure 2,
für jedes Atom eines Alkalimetalles 1,
für jedes Atom eines Erdalkalimetalles 0.

Diese Zahlen ergeben sich aus einer Vergleichung der isotonischen Coëfficienten der einzelnen Gruppen; aus ihnen lässt sich umgekehrt der Coëfficient eines jeden beliebigen Salzes berechnen, z. B.:

$$KCl = 1 + 2 = 3.$$
$$K_2SO_4 = 2 \times 1 + 2 = 4.$$
$$K_3C_6H_5O_7 = 3 \times 1 + 2 = 5.$$
$$MgSO_4 = 0 + 2 = 2.$$
$$MgCl_2 = 0 + 2 \times 2 = 4.$$

Das Gesetz gilt auch für saure Salze:

$$K_2H . C_6H_5O_7 = 2 \times 1 + 2 = 4.$$

So berechnet sich z. B. für saures oxalsaures Kalium:

$$KHC_2O_4 = 1 + 2 = 3.$$

So würde man für neutrale Kaliumsalze vier- und fünfbasischer Säuren die isotonischen Coëfficienten 6 und 7 finden, u. s. w.

Die untersuchten organischen Säuren haben im freien Zustande denselben isotonischen Coëfficienten (2), wie in ihren Verbindungen. Dasselbe gilt offenbar nicht von den Basen der Erdalkalien, da die Affinität z. B. des Calciumhydrates zu Wasser unmöglich = 0 sein kann. Hieraus folgt, dass bei der Verbindung organischer Säuren mit gelösten Basen der Erdalkalien ein Verlust an Affinität zu Wasser stattfinden muss. Es ist mir wahrscheinlich, dass die stärkeren anorganischen Säuren und Basen gleichfalls im freien Zustande einen höheren isotonischen Coëfficienten haben werden, als in ihren Salzen, und dass also bei ihrem Zusammentreten zu Salzen ein entsprechender, vielleicht grosser Verlust an Affinität für das Lösungsmittel stattfindet.

Durch Mangel an einer Indicatorpflanze, welche stärkere Säuren und freie Alkalien in Lösungen von 0.1—0.2 Aeq. während einiger Stunden erträgt, war es mir bis jetzt nicht möglich, diese theoretisch so wichtige Frage nach meiner Methode zu beantworten.

Aus dem dritten Gesetze folgt ferner:

Bei den kreuzweisen Umsetzungen von Salzen in Lösungen ändert sich die totale Anziehung zu Wasser nicht. Diese Regel gilt für neutrale Salze im Allgemeinen, ferner für die sauren organischsauren Salze und die freien organischen Säuren. Sie ist in der Praxis deshalb von Interesse, weil es durch sie völlig gleichgültig wird, wie die Säuren mit den Basen in einem Gemische verbunden sind. Es reicht hin, die Quantität der einzelnen Säuren und Basen kennen zu lernen, um daraus die Affinität des Ganzen zum Wasser berechnen zu können.

Ich lasse jetzt einige aus unserer Tabelle (S. 512) abgeleitete, ideale Beispiele zur Erläuterung dieser Regel folgen:

1) $KCl + NaNO_3 = KNO_3 + NaCl$
$3 + 3 = 3 + 3$

2) $2\,KCl + MgSO_4 = MgCl_2 + K_2SO_4$
$2 \times 3 + 2 = 4 + 4$

3) $K_2C_4H_4O_5$[1] $+ MgSO_4 = MgC_4H_4O_5 + K_2SO_4$
$4 + 2 = 2 + 4$

4) $2\,K_3C_6H_5O_7$[2] $+ 3\,MgSO_4 = Mg_3(C_6H_5O_7)_2 + 3\,K_2SO_4$
$2 \times 5 + 3 \times 2 = 4 + 3 \times 4$

Dasselbe findet man, nach unseren Gesetzen, für die Entstehung von saurem oxalsaurem Kalium, aus dem neutralen Salze und der freien Oxalsäure:

5) $K_2C_2O_4 + H_2C_2O_4 = 2\,KHC_2O_4$
$4 + 2 = 2 \times 3$

Diesen Fällen gegenüber kann bei tiefer eingreifenden chemischen Umwandlungen eine Zu- oder Abnahme der Affinität zu Wasser beobachtet werden. So z. B. wenn Rohrzucker in Invertzucker gespalten wird:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 2\,C_6H_{12}O_6$$
$$2 < 2 \times 2.$$

1) Aepfelsaures Kalium.
2) Citronensaures Kalium.

§ 2. Ueber die Beziehungen zwischen der Gefrierpunkts-Erniedrigung und dem isotonischen Coëfficienten von Verbindungen in wässrigen Lösungen.

Bis jetzt haben wir die Affinität gelöster Substanzen zum Lösungswasser nach physiologischen Methoden bestimmt. Da diese Affinitäten aber physikalische Eigenschaften der betreffenden Verbindungen sind, so wollen wir jetzt ihre Beziehungen zu einigen physikalischen Processen näher ins Auge fassen.

Die Bedürfnisse der physiologischen Erforschung der Turgorkraft zwangen mich früher, mich nach gründlich bekannten physikalischen Erscheinungen umzusehen, welche wenigstens eine annähernde Vergleichung der Affinität verschiedener gelöster Substanzen für Wasser erlauben würden. Der herrschenden Meinung folgend, glaubte ich früher eine solche in den Diffusionsgesetzen gefunden zu haben, und aus der verschiedenen Diffusionsgeschwindigkeit der einzelnen Stoffe auf ihre Anziehung zum Wasser schliessen zu dürfen.[1]) Meine jetzigen Untersuchungen lehren aber, dass diese Meinung unbegründet ist, indem die Geschwindigkeit der Diffusion in vielen Fällen bei Weitem nicht parallel geht mit den isotonischen Coëfficienten. Sie hängt ja auch nur zum Theil von der Affinität des diffundirenden Stoffes zum Wasser ab, zu einem wesentlichen Theile wird sie von dem Reibungswiderstande bei der Bewegung der diffundirenden Molecüle bestimmt.[2]) Die Gesetze der Diffusion geben also kein zuverlässiges Mittel zur Beurtheilung der uns hier beschäftigenden Probleme.

Schon besser verhält es sich mit den Erscheinungen der Osmose.

---

1) Bot. Ztg. 1879, S. 847. Die dort ausgesprochene Hypothese, dass die organischen Säuren eine hervorragende Rolle bei den Turgorprocessen spielen dürften, beruhte auf die bedeutende Difiusionsgeschwindigkeit der Säuren, und auf die daraus abgeleitete vermeintliche grosse Affinität dieser Substanzen zum Wasser. Da letztere Voraussetzung sich durch die Tabelle auf S. 512 als unrichtig herausgestellt hat, kann auch die Hypothese, soweit sie darauf basirt war, nicht mehr aufrecht gehalten werden, obgleich sie sich sonst gut bewährt hat, denn ich verdanke ihr die Veranlassung zur ganzen vorliegenden Untersuchung. Vergleiche übrigens über den Antheil der Pflanzensäuren am Turgor den zweiten Theil, Abschnitt III, und Bot. Ztg. 1883, S. 849.

2) Man vergleiche hierzu die von Hannay für die Microrheose bestimmten Zahlen (Philos. Transactions 1879, S. 275) mit Graham's aequidiffusiven Gruppen (Philos. Trans. 1850, 1851).

Nach Graham's Vorgang muss die Osmose als ein doppelter Process betrachtet werden, nämlich als bestehend aus einer reinen Diffusion und aus der Anziehung der Lösung als Ganzes zum jenseits der Membran liegenden Wasser.[1]) Jene würde den Gesetzen der Diffusion folgen, diese so zu berechnen sein, als ob die Membran für die gelöste Substanz undurchlässig wäre, d. h. als ob nur eine einseitige Bewegung des Wassers stattfände, wie solche bei der Aufnahme von Wasser seitens der lebendigen Zellen thatsächlich vorkommt. Der Schwierigkeit, diese beiden Theile gehörig zu trennen, dürfte es zuzuschreiben sein, dass unsere Ansichten über osmotische Vorgänge noch so sehr der Klärung bedürfen. Je geringer nun die Durchlässigkeit der Membran für den gelösten Körper ist, um so mehr muss die Diffusion zurücktreten, und der turgorähnliche Process das Uebergewicht erlangen. Den höchsten Grad in dieser Richtung erreicht die Erscheinung in den lebendigen Pflanzenzellen, und es ist dies gerade der Grund wesshalb diese sich so vorzüglich zur Ermittelung der isotonischen Coëfficienten eignen. Ihnen am nächsten kommen die Niederschlagsmembranen, deren merkwürdige Eigenschaften in der letzten Zeit von Traube hervorgehoben, und von Pfeffer zu seinen osmotischen Untersuchungen verwandt wurden.[2]) Mit solchen Membranen angestellte Versuche dürften mit den unserigen im Wesentlichen übereinstimmende Resultate erwarten lassen, und dass eine solche Erwartung nicht unbegründet ist, wird sich im nächsten Paragraphen zeigen.

Auf die Anziehung gelöster Stoffe zu ihrem Lösungsmittel beruhen ferner beispielsweise die Erscheinungen der Verminderung der Dampfspannung des Wassers durch darin gelöste Stoffe, die Erniedrigung des Dichtigkeitsmaximums von Lösungen, und die Erniedrigung der Temperatur des Gefrierens. Nach den Untersuchungen von Güldberg[3]) über die Beziehungen zwischen der ersteren und letzteren Erscheinung, besteht bei den verschiedenen Salzen zwischen diesen

---

1) Philos. Transactions 1861. On liquid diffusion applied to analysis, § 8.

2) Traube: Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1867, S. 87; Bot. Ztg. 1875, S. 56. Vergleiche ferner de Vries: Sur la perméabilité des membranes précipités. Archiv. Néerland. T. XIII, 1878, p. 344, und Pfeffer: Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877.

3) Güldberg: Sur la loi des points de congélation des solutions salines. Comptes rendus, 1870, Tome I, p. 1349.

beiden dieselbe Beziehung, und ist diese somit von der Natur des Salzes unabhängig. Aehnliches gilt nach de Coppet von den Beziehungen zwischen den beiden letztgenannten Erscheinungen.[1]) Wir haben hier also drei verschiedene Aeusserungen der Affinität gelöster Stoffe zu Wasser, denen die plasmolytischen Erscheinungen als ein vierter Fall zur Seite zu stellen sind.

Wie in den partiellen isotonischen Coëfficienten besitzen die Metalle und Säuregruppen der Salze gleichfalls in Bezug auf andere Eigenschaften, wie z. B. die Diffusionsgeschwindigkeit[2]), die Microrheose[3]) und die Densität der Lösungen gewisse constante Factoren, welche sie in allen ihren Verbindungen behalten. Es ist hier aber nicht der Ort, diese Analogien weiter auszuführen.

Von den namhaft gemachten Processen sind nun die Gefrierpunktserniedrigungen der Lösungen weitaus am besten erforscht, und zwar so vollständig, dass eine eingehende Vergleichung mit unseren Gesetzen der isotonischen Coëfficienten möglich ist. Sehen wir zu, inwiefern beide mit einander übereinstimmen.

Es ist bekannt, dass Lösungen im Allgemeinen bei einer niedrigeren Temperatur erstarren, als reines Wasser. Bei der Erstarrung geht nur das Wasser in die feste Form über, und trennt sich von der zurückbleibenden und deshalb concentrirteren Lösung, wie man in schöner Weise sehen kann, wenn man gefärbte Lösungen gefrieren lässt. Die Temperatur des Gefrierens einer Lösung liegt nun um so tiefer unter dem Nullpunkt, je concentrirter die Lösung ist, und zwar ist die Erniedrigung des Gefrierpunktes innerhalb gewisser Grenzen jener Concentration proportional.

Beziehungen zwischen verschiedenen gelösten Substanzen findet man nur, wenn man die Concentrationen nicht nach Gewichtsprocenten, sondern nach den Moleculargewichten der einzelnen Verbindungen berechnet. Es war de Coppet, der dieses zuerst that, und

1) de Coppet: Recherches sur la température de congélation des dissolutions salines. Annales de Chimie et de Physique, 4. Serie, T. XXIII, p. 366; T. XXV, p. 502; T. XXVI, p. 98 (1871—72).

2) Graham: Philos. Transact. 1850, 1851.

3) Hannay: Philos. Transact. 1879.

4) C. Bender: Berichte d. deutsch. chem. Gesellschaft 1883, XVI, S. 2556.

der dadurch aus früheren und eigenen Untersuchungen bestimmte Regeln ableitete. Er führte den Begriff der atomistischen oder molecularen Gefrierpunktserniedrigungen ein. Diese weisen an, um wie viel Grade Celsius der Gefrierpunkt des Wassers erniedrigt wird, wenn auf 100 Gramm so viele Gramme Substanz aufgelöst werden, wie die Zahl ausdrückt, welche wir das Moleculargewicht nennen. Oder, wie man es auszudrücken pflegt, wenn in 100 Gramm Wasser ein Grammmolecül des betreffenden Stoffes aufgelöst wird. Wenn fernerhin von Gefrierpunktserniedrigungen die Rede ist, soll stets diese Form gemeint werden.

Als wichtigstes Resultat stellt de Coppet[1]) den Satz auf, dass für Verbindungen, welche zu derselben chemischen Gruppe gehören, die moleculare Gefrierpunktserniedrigung nahezu denselben Werth hat. Dasselbe Gesetz fanden wir für die isotonischen Coëfficienten, und die Vergleichung der von de Coppet gegebenen Tabelle mit der meinigen lehrt, dass die Gruppen in beiden Fällen in sehr übereinstimmender Weise begrenzt sind. Den einzigen auffallenden Unterschied bilden die Halogensalze der Alkalimetalle, welche bei de Coppet von den Nitraten derselben Metalle getrennt sind, wie wir sogleich näher ausführen werden.

So einfache Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen, wie sie unsere isotonischen Coëfficienten bilden, lassen sich aus de Coppet's Versuchen nicht ableiten. Der Umstand, dass er mit weit höheren Concentrationen, vielfach sogar mit übersättigten Lösungen arbeitete, dürfte der Auffindung solcher Beziehungen ungünstig gewesen sein. Dessen ungeachtet bestehen für diejenigen Stoffe, welche sowohl von Ihm als von mir untersucht sind, auffallend dieselben Verhältnisse zwischen den Gefrierpunktserniedrigungen wie zwischen den isotonischen Coëfficienten. Eine Ausnahme bilden nur die Chloride. Aus folgender kleinen Zusammenstellung, welche ich der Uebersichtstabelle de Coppet's entnehme[2]), wird man diese Uebereinstimmung ersehen.

---

1) de Coppet: l. c., T. XXVI, p. 112.

2) de Coppet: l. c. 4. Serie, T. XXVI, S. 110 und 111; die Tabelle ist reproducirt in Naumann's Handbuch der allgemeinen Chemie S. 458.

Salze.	Moleculare Gefrierp.-Erniedr.	Isot. Coëff.	Verhältniss.
Salpetersaures Kalium	27.0	3	9
Salpetersaures Natrium	26.4	3	8.8
Schwefelsaures Kalium	35.0—39.0	4	8.75—9.75
Schwefelsaures Magnesium	18.0	2	9

Und für die Chloride:

Salze.	Moleculare Gefrierp.-Erniedr.	Isot. Coëff.	Verhältniss.
Chlorkalium	33.6	3	11.2
Chlornatrium	31.4—33.8	3	10.47—11.27
Chlorammonium	34.8	3	11.6
Chlorcalcium	43.2	4.33	10.0

Andere auch von mir untersuchte Stoffe enthält de Coppet's Tabelle nicht.

Es bestehen also für die Chloride unter sich, und für die übrigen Salze unter sich, zwischen den einzelnen Verbindungen in beiden Fällen nahezu dieselben Beziehungen. Weshalb die Chloride eine so merkwürdige Ausnahme machen, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Doch ist daran zu erinnern, dass auch bei meinen Versuchen die Chloride der Erdalcalien eine Abweichung zeigten, welche zwar kleiner ist als in de Coppet's Experimenten, jedoch in demselben Sinne, und dass Gründe vorliegen, hier einen Einfluss der Concentration zu vermuthen (vergl. S. 517).

In den letzten Jahren hat Raoult ausgedehnte und sehr sorgfältige Untersuchungen über die Gefrierpunktserniedrigung von Lösungen angestellt. Seinen vorläufigen Mittheilungen in den Comptes rendus von 1880—1883 [1]) lassen sich wichtige Thatsachen zur Vergleichung mit den isotonischen Coëfficienten entnehmen.

De Coppet hatte nur anorganische Verbindungen untersucht. Ein Hauptverdienst Raoult's bietet daher sein Studium der organischen Substanzen. Für diese fand er ganz allgemein die Regel, dass die Gefrierpunktserniedrigungen von Lösungen, welche im Liter dieselbe Anzahl Grammmolecüle besitzen, für sämmtliche organische Körper, unabhängig von der Grösse ihrer Molecüle oder ihren sonstigen

1) Raoult: Comptes rendus, T. 90, p. 865, T. 94, p. 1517, T. 95, p. 187, 1030, T. 96, p. 560, 1653; und Ann. Chim. Phys., 5. Série, T. 28, p. 133—144. Janv. 1883.

Eigenschaften annähernd denselben Werth haben. Für alle liegt die moleculare Gefrierpunktserniedrigung zwischen etwa 17 und 20, und ist im Mittel aus allen Versuchen = 18.5.[1])

Auch die isotonischen Coëfficienten sind für alle von mir untersuchten organischen Verbindungen dieselben; und die Uebereinstimmung ist hier also eine vollständige.

In einem späteren Aufsatze[2]) theilte Raoult mit, dass das schwefelsaure Magnesium dieselbe moleculare Gefrierpunktserniedrigung habe, wie die organischen Verbindungen; es hat wie jene, den isotonischen Coëfficienten 2. Für die meisten übrigen Salze wechselt dagegen jener Werth zwischen 33 und 43, gegen 18.5 für die organischen Stoffe. Die einzelnen Zahlen hat Raoult bis jetzt nicht veröffentlicht, und ich muss mich also darauf beschränken, hervorzuheben, dass die isotonischen Coëfficienten im Allgemeinen dasselbe Verhältniss zeigen. Für organische Stoffe und schwefelsaure Magnesia = 2, sind sie für die meisten übrigen Salze 3 oder 4. Wie in de Coppet's Versuchen, so zeigten auch bei Raoult die Chloride auffallend höhere Zahlen.

Derselbe Forscher hat auch die Gefrierpunktserniedrigung der Alkalien und der starken anorganischen Säuren bestimmt. Da diese Substanzen bis jetzt von den Versuchen nach meiner Methode ausgeschlossen sind, so wollen wir seine Resultate kurz mittheilen.[3]) Die schwachen anorganischen Säuren haben dieselbe Gefrierpunktserniedrigung wie die organischen Säuren und die organischen Substanzen überhaupt; Salzsäure, Phosphorsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure weisen aber nahezu den döppelten Werth auf. Dasselbe gilt für die fixen Alkalien. Nehmen wir nun an, dass auch bei diesen Stoffen die isotonischen Coëfficienten sich verhalten wie die Gefrierpunktserniedrigungen, so würde daraus hervorgehen, dass diese Coëfficienten grösser sind als jene, welche sie in ihren Salzen besitzen. Da dasselbe offenbar von den Erdalkalien gilt (S. 519), so scheint mir diese Folgerung unabweisbar. Sie lehrt aber, dass bei der Entstehung von Salzen durch die Neutralisation von starken Säuren oder starken Alkalien die Affinität des entstandenen Salzes

1) l. c. Comptes rendus 1882, T. 94, p. 1517.
2) l. c. Comptes rendus 1882, T. 95, p. 1030.
3) Raoult: Comptes rendus, T. 96, p. 1653 (1883).

für Wasser bedeutend kleiner ist als die Summe jener Affinitäten seiner einzelnen Componenten. Auch wenn Salze schwacher Säuren durch aequivalente Mengen starker Säuren zersetzt werden, muss also eine Aenderung der Summe der isotonischen Coëfficienten eintreten, wie solches für die Gefrierpunktserniedrigungen auch thatsächlich stattfindet.[1])

Fassen wir das Ergebniss dieser Betrachtungen kurz zusammen, so können wir sagen, dass in weitaus den meisten und den wichtigsten Beziehungen eine volle Uebereinstimmung zwischen den Gesetzen der isotonischen Coëfficienten und denen der Gefrierpunktserniedrigungen obwaltet. Letztere bieten augenblicklich noch eine gewisse Zahl von Ausnahmen[2]), während von den ersteren bis jetzt keine wesentlichen Ausnahmen beobachtet wurden. Im Gegentheil scheinen die von Raoult beobachteten abnormalen Fälle sich unseren Regeln sehr wohl zu fügen. Ob diese letzteren in ihrem ganzen Umfange auch für die Gefrierpunktserniedrigungen gelten werden, müssen spätere Untersuchungen lehren.

§ 3. Berechnung der osmotischen Druckkraft mittelst der isotonischen Coëfficienten.

Für eine klare Einsicht in die mannigfachen Erscheinungen im Leben der Pflanzen, in denen der Turgor eine Rolle spielt, ist es oft vom höchsten Interesse, nicht nur den relativen Werth der Anziehungen der einzelnen gelösten Stoffe zum Wasser, sondern wenigstens annähernd auch deren absolute Grösse zu kennen. Sachs und Andere haben wiederholt Thatsachen hervorgehoben, aus denen hervorging, dass die in den Pflanzen thätigen osmotischen Druckkräfte ganz bedeutende sind und nicht selten einen Werth von mehreren Atmosphären erreichen. Am eingehendsten wurde dieser Gegenstand von Pfeffer in seinen so sehr bedeutungsvollen Osmotischen Untersuchungen behandelt. Er zeigte, dass krystalloide Verbindungen, in Concentrationen von nur wenigen Procenten, wie sie auch im Zellsaft häufig vorkommen, einen osmotischen Druck von einigen Atmosphären herbeiführen können, und dass diese Kräfte

1) Raoult: Comptes rendus, T. 96, p. 560.

2) „Un certain nombre d'anomalies", Raoult, Comptes rendus, T. 95, p. 1030.

zur Erklärung der in den lebenden Pflanzenzellen beobachteten Turgorkraft im Allgemeinen ausreichen.

Eine Methode zur Berechnung der Turgorkraft aus der chemischen Zusammensetzung der Zellsäfte, oder aus der auf plasmolytischem Wege ermittelten wasseranziehenden Kraft des lebendigen Zellinhaltes, lässt sich aber auf die bis jetzt veröffentlichten Untersuchungen nicht gründen, wie Pfeffer in seinem Handbuche der Pflanzenphysiologie (Bd. I, S. 54, 1881) ausführlich betont. Wie wichtig aber eine solche Methode wäre, auch wenn sie nur annähernd genaue Resultate geben könnte, lässt sich aus den gründlichen Auseinandersetzungen des genannten Forschers (l. c.) entnehmen und braucht hier deshalb nicht weiter hervorgehoben zu werden.

Diesem Bedürfnisse kann aber jetzt, nachdem die relative Grösse der osmotischen Leistungsfähigkeit für eine Reihe von Verbindungen in ihren isotonischen Coëfficienten bekannt geworden ist, wenigstens zum grossen Theile abgeholfen werden. Denn es handelt sich jetzt nur noch darum, für Einen beliebigen Körper, dessen isotonischer Coëfficient ermittelt wurde, die osmotische Druckkraft kennen zu lernen, um daraus den nämlichen Werth für alle anderen von mir untersuchten Stoffe durch eine einfache Berechnung ableiten zu können.

Indem ich mir diese Aufgabe für eine spätere experimentelle Untersuchung vorbehalte, scheint es mir doch dem Interesse der Sache entsprechend, hier aus den allerdings spärlichen Daten, welche sich in dieser Richtung schon jetzt verwerthen lassen, den fraglichen Werth wenigstens annähernd zu berechnen. Dem bisherigen Gange unserer Untersuchung gemäss, werden wir auch hier den Kalisalpeter als Ausgangspunkt wählen, und die vorhandenen Angaben also zur Ermittelung der osmotischen Druckkraft einer zehntelnormalen Lösung dieses Salzes benutzen. Ist diese bekannt, so lässt sich daraus, wie gesagt, dieselbe Grösse für eine lange Reihe der physiologisch wichtigen Stoffe mittelst unserer Coëfficienten berechnen.[1])

Zu einer solchen vorläufigen Berechnung stehen uns zwei principiell verschiedene Wege offen. Einerseits die Vergleichung der in turgescirenden Zellen obwaltenden Spannkraft mit der Wasser-

1) Ich bemerke ausdrücklich, dass es sich hier nicht um die Grösse der Anziehung zwischen den einzelnen Molecülen, sondern um die der ganzen Lösung zum Wasser handelt.

anziehenden Kraft, dem Salpeterwerthe (vergl. S. 430 der Einleitung), des Zellsaftes. Ich nenne diese Methode die physiologische; sie arbeitet mit lebenden, in hohem Grade für gelöste Stoffe impermeable Membranen. Andererseits aber die bekannten Versuche Pfeffer's mit künstlichen, sogenannten Niederschlagsmembranen. Die für die erstere Methode bis jetzt vorhandenen Angaben sind äusserst spärliche und unvollständige; die Versuche Pfeffer's sind sehr genaue und so zahlreiche, dass sie ohne Weiteres zur Lösung unserer Aufgabe hinreichen würden, wenn nicht die Niederschlagsmembranen eine, obgleich geringe, doch immerhin bei diesen Versuchen bedeutungsvolle Permeabilität für die osmotischen Stoffe besässen, wie bald des Näheren ausgeführt werden wird.

Aus diesem Grunde müssen wir beide Wege einschlagen und ihre Resultate mit einander vergleichen.

Nach plasmolytischer Methode lässt sich eine Antwort auf unsere Frage in verschiedener Weise finden. Auf S. 118 meiner Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung habe ich die Kraft, mit der die Zellhäute wachsender Blüthenstiele von Plantago amplexicaulis durch den Turgor ausgedehnt sind, auf 6 Atmosphären bestimmt. Solche Blüthenstiele verkürzen sich aber, wenn man sie in eine Lösung von 2.5 pCt. Kalisalpeter bringt, sehr merklich, nach Seite 34 der erwähnten Schrift um 3.0 pCt. Die wasseranziehende Kraft des Zellinhaltes war also geringer als die einer Salpeterlösung von 2.5 pCt. Somit ist die osmotische Kraft dieser letzteren Lösung grösser als 6 Atm., und also die einer Lösung von 1 pCt., oder von 0,1 Aeq. (= 1.01 pCt.) grösser als 2.4 Atm. Vergleicht man die S. 33 und 34 mitgetheilten kleinen Tabellen miteinander, so wird man zugeben, dass die genannten Organe sich auch wohl in 2.0 pCt. Salpeter verkürzt hätten, und dass die Leistungsfähigkeit einer Lösung von 0.1 Aeq. KNO_3 somit wohl grösser als 3 Atm. sein wird.

Eine andere Betrachtung führt zu demselben Resultat. In jungen Blüthenstielen von Thrincia hispida fand ich die elastische Spannung der Zellhäute zu $4^1/_2$, in denen von Froelichia floridana zu 3, in den oben erwähnten Stielen von Plantago zu 6 Atmosphären. In mehreren anderen Versuchen erhielt ich ähnliche Zahlen (l. c. S. 118). Also im Mittel für wachsende

Sprossgipfel 4.7 Atm., eine Zahl, welche aus mehreren Gründen etwas zu niedrig ausfallen musste. Im zweiten Theil der vorliegenden Abhandlung werden wir den mittleren Salpeterwerth der Zellsäfte wachsender Zellen zu 0.2 finden. Nehmen wir nun diese Mittelzahl auch für die 1877 untersuchten Sprosse an, so wäre die Anziehungskraft einer Salpeterlösung von 0.2 Aeq. gleich der osmotischen Druckkraft der Zellsäfte jener Sprossgipfel, also mindestens = 4.7 Atm. Somit für 0.1 Aeq. KNO_3 mindestens 2.35 Atm. Obgleich auch diese Zahl wenig Anspruch auf Genauigkeit macht, so stimmt sie doch mit der zuerst berechneten hinreichend genau überein, um als eine Bestätigung betrachtet werden zu dürfen.

Ambronn bestimmte die Turgorkraft wachsender Sprosse von Foeniculum officinale zu 9—12 Atmosphären.[1]) Unter Berücksichtigung dieser Zahlen würde die obige Erörterung einen etwas höheren Werth liefern.[2])

Als erste Annäherung finden wir somit, dass die osmotische Leistungsfähigkeit einer Lösung von 0.1 Aeq. Kalisalpeter nahezu 3 Atmosphären, wahrscheinlich etwas mehr, aber wohl nicht das Doppelte, beträgt.

Auf physikalischem Wege hat Pfeffer die osmotische Druckkraft mehrerer Substanzen direct zu ermitteln gesucht. In seinen bereits citirten inhaltsreichen Osmotischen Untersuchungen bestimmte er die maximale Druckhöhe, welche 1procentige Lösungen in osmotischen Apparaten zu erzeugen im Stande sind. Für die Beschreibung seiner bekannten Versuche verweise ich auf das Original[3]); die von ihm benutzten Membranen waren sogenannte Niederschlagsmembranen, welche wegen ihres hohen Filtrationswiderstandes

---

1) Diese Jahrb. Bd. XII, S. 531.

2) Während des Druckes erhielt ich einen Aufsatz von M. Westermaier aus den Berichten der deutschen Bot. Gesellsch. 1883, I, Heft 8, in welchem das Wassergewebe der Blätter von Peperomia untersucht wurde. Die Turgorkraft dieser Zellen betrug 3—4 Atm.; sie wurden durch 2 pCt. KNO_3 plasmolysirt. Auf meine Anfrage hatte Herr Dr Westermaier die Gefälligkeit, mir brieflich mitzutheilen, dass die niedrigste zur Aufhebung des Turgors erforderliche Concentration zwischen 1.43 und 1,54 pCt. KNO_3 liegt. Danach würde die osmotische Leistungsfähigkeit einer Lösung von 0.1 Aeq. KNO_3 wenigstens 2—2.66 Atm. betragen. Diese mit erwachsenen Zellen und nach einer anderen Methode gemachte Bestimmung liefert also eine sehr gewünschte Bestätigung obiger Auseinandersetzungen.

3) Pfeffer: Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877, S. 112.

unter allen bekannten Membranen zu diesen Versuchen am besten geeignet sind. Sie stehen bis jetzt nur dem lebendigen Protoplasma in dieser fundamentalen Eigenschaft nach.[1])

Auf höchst sinnreiche Weise verwandelte Pfeffer diese dünnen und zarten Häute in feste Membranen, welche einen Druck von mehreren Atmosphären ertragen konnten, indem er sie in kleine Thonzellen einlagerte und diese als Zellen seiner Osmometer verwandte. Dabei konnte er aber die Nothwendigkeit des Zusatzes der Membranogenen (meist Ferrocyankalium und ein Kupfersalz) zu der inneren und äusseren Flüssigkeit nicht umgehen. Den durch die osmotische Kraft dieser beiden Körper entstehenden Fehler suchte er zu eliminiren, indem er sie in vorläufig ermittelten, mit annähernd gleicher Kraft Wasser anziehenden, nach unserer Bezeichnung also isotonischen Concentrationen anwandte.

Einen wesentlichen Einfluss auf die Beurtheilung der von Pfeffer erhaltenen Resultate hat der auch von ihm selbst wiederholt hervorgehobene Umstand, dass die Membranen keineswegs vollständig impermeabel sind für die angewandten Stoffe. Denn daraus geht hervor, dass diese in jenen Membranen nie ihre maximale Druckhöhe zu Stande bringen konnten und dass sie von diesen um so weiter entfernt bleiben mussten, je leichter sie durch die Membranen hindurchgepresst wurden.[2]) Diesem Umstande ist es zuzuschreiben, dass die übrigens mit grosser Genauigkeit durchgeführten Versuche Pfeffer's bei der Berechnung auf dieselbe Einheit (0.1 Aeq. KNO_3) ziemlich abweichende Resultate ergeben.

Verlieren wir diese Bemerkungen nicht aus dem Auge, so werden wir im Stande sein, die Uebereinstimmung, welche die aus Pfeffer's Versuchen berechneten Zahlen mit den oben aus meinen eigenen Beobachtungen abgeleiteten aufweisen, richtig zu würdigen.

Ich komme jetzt zu den einzelnen Versuchen Pfeffer's, und fange mit denen an, welche mit 1procentigen Lösungen des Kalisalpeters gemacht worden sind. Diese wären selbstverständlich die directesten und wichtigsten zur Beantwortung unserer Hauptfrage,

1) Vergleiche meinen Aufsatz: „Sur la perméabilité des membranes précipitées“. Archives Néerl., T. XIII, 1878, S. 344.

2) „Allein die osmotische Leistung des Zuckers in Ferrocyankupfermembran ist ja auch kein Maass für dessen osmotische Leistung in einer Plasmamembran, welche thatsächlich höhere Werthe ergeben muss.“ Pfeffer, l. c. S. 179.

wenn nicht gerade der Salpeter in merklicher Menge durch die Niederschlagsmembranen (Ferrocyankupfer) der angewandten Zellen diffundirte.[1]) Da dem aber so ist, muss das Resultat zu klein gefunden werden.

Die Druckhöhe einer 1procentigen Lösung von Salpeter fand nun unser Autor in zwei Versuchen zu 173.3—178.4 cm Quecksilber.[2]) Nimmt man hieraus das Mittel zu 175.8, so findet man für jene Lösung, welche wir ohne merklichen Fehler = 0.1 Aeq. (1.01 pCt.) stellen können, eine Druckkraft von etwa 2.3 Atmosphären. Die auffallende Uebereinstimmung dieser Zahl mit den beiden oben ermittelten (2.4 und 2.35) ist aber eine zufällige, da sie, wie jene, wesentlich hinter dem wirklichen Werthe der gesuchten Kraft zurückstehen muss, wie soeben bemerkt wurde.

Höhere Werthe giebt die Berechnung einiger weiteren, mit Kalisulfat und Rohrzucker durchgeführten Versuche, da in diesen eine weit geringere Diffusion durch die Niederschlagsmembranen stattfand.

Die 1procentige Lösung des Kalisulfats entwickelte eine Druckkraft von 192.6 cm Quecksilber. Berechnen wir hieraus diese Kraft für eine Lösung von 0.1 Molecül im Liter, so finden wir 192,6 $\times$ 1.74 = 335.1 cm[3]). Nun ist 0.1 Molecül K_2SO_4 isotonisch mit $0.1 \times \frac{4}{3}$ Molecül Salpeter und es berechnet sich also die Druckhöhe für 0.1 Aeq. Salpeter zu 251.3 cm oder etwa 3.3 Atmosphären.

Für Rohrzucker fand Pfeffer (l. c. S. 79) in 16 Versuchen die osmotische Druckhöhe der 1procentigen Lösung zu 47.1—53.8 cm Quecksilber. Dieses macht für eine Lösung, welche 0.1 Molecül im Liter enthält (= 3.42 pCt.), 160.1—184.0 cm. Da nun nach unseren Coëfficienten 0.1 Molecül Rohrzucker isotonisch ist mit $0.1 \times \frac{2}{3}$ Molecül Salpeter, so berechnet sich die Druckhöhe für 0.1 Aeq. Salpeter zu 240.1—276.0 cm, oder etwa 3.2—3.6 Atm. Im Mittel findet sich somit 3.4 Atm. oder nahezu dieselbe Zahl wie beim Kalisulfat.

---

1) Pfeffer: Osm. Unters. S. 74. Handbuch der Physiologie I, S. 53.

2) l. c. S. 112.

3) Bei dieser und der folgenden Berechnung setze ich Proportionalität zwischen Concentration und osmotischer Leistung voraus. Wenn auch eine solche Annahme nach Pfeffer nicht völlig gültig ist, führt sie doch hier in das Endresultat keinen beachtenswerthen Fehler ein.

Zu ähnlichen Resultaten führen noch einige weitere Versuche Pfeffer's, zu deren genauer Berechnung mir aber die erforderlichen Daten fehlen.

Vergleichen wir alle die auf so sehr verschiedenen Wegen gefundenen Zahlen mit einander, so sehen wir, dass die physiologische und die physikalische Methode eine so grosse Uebereinstimmung in ihren Resultaten aufweisen, wie man kaum hätte erwarten dürfen. Daraus aber dürfen wir entnehmen, dass unser Ergebniss wenigstens nicht sehr weit von der Wahrheit entfernt ist, und als erste Annäherung so lange benutzt werden darf, bis genauere Untersuchungen einen besser begründeten Werth an seine Stelle setzen werden.

Die gefundenen Werthe schwanken zwischen 2.3 und 3.6 Atm. und wir werden also, um eine runde Zahl zu wählen, die osmotische Druckkraft einer Lösung von 0.1 Aeq. Kalisalpeter vorläufig auf etwa drei Atmosphären stellen dürfen. Den mitgetheilten Erörterungen gemäss dürfen wir ferner annehmen, dass diese Zahl eher zu klein als zu hoch gegriffen ist.

Der isotonische Coëfficient des Kalisalpeters ist 3, und es folgt somit, dass die Einheit unserer Coëfficienten (wenn man H = 1 Gramm pro 10 Liter setzt), nahezu einer Atmosphäre entspricht. Mit Hülfe dieser Zahl berechnet sich z. B. die osmotische Kraft einer zehntelnormalen Lösung von Oxalsäure auf etwa Eine Atmosphäre (0.1 Aeq. = $^1/_2$ Molecül; isoton. Coëff. 2).

Zum Schlusse wiederhole ich, dass ich die vorstehenden Erörterungen nur als vorläufige betrachte, und es mir zur Aufgabe gestellt habe, den gesuchten Werth durch besondere Experimente direct zu ermitteln. Für unseren jetzigen Zweck, die Analyse der Turgorkraft, bedürfen wir, wie man im zweiten Theile sehen wird, der genauen Kenntniss dieses Werthes nicht.

§ 4. Anwendung der isotonischen Coëfficienten bei physiologischen Versuchen.

Im zweiten Theile dieses Aufsatzes werden wir die Anwendung unserer Coëfficienten auf die Analyse der Turgorkraft, d. h. also auf die Eigenschaften der in den lebendigen Zellen enthaltenen Zellsäfte ausführlich behandeln. Ich möchte aber an dieser Stelle darauf hinweisen, dass auch bei anderen physiologischen Fragen und Versuchen unsere Coëfficienten von Nutzen sein können. Ich beschränke

mich dabei auf die physiologische Seite; inwiefern das Studium der physikalischen Erscheinungen, welche durch die Anziehung der gelösten Stoffe zu ihrem Lösungswasser bedingt werden, und namentlich die Erforschung der osmotischen Vorgänge davon Nutzen ziehen kann, will ich an dieser Stelle nicht erörtern.

Drei Fälle möchte ich hier beispielsweise hervorheben. Es sind dies die Bestimmung der Concentration von Nährlösungen, von Lösungen zu plasmolytischen Versuchen, und von Flüssigkeiten, in denen die Bewegungen niederer Organismen, oder diejenigen des Protoplasma beobachtet werden sollen.

In Wasserculturen darf die Concentration der Nährlösung erfahrungsgemäss einen gewissen Grad (meist zu 0.3 pCt. angegeben) nicht überschreiten, da sonst die Entwickelung der Pflanzen zu sehr retardirt wird. Offenbar muss diese Grenze aber je nach der Zusammensetzung der Lösung wechseln, weil z. B. Ein Molecül Kalisalpeter (101 Gramm) mit anderthalbfach grösserer Kraft Wasser anzieht wie ein Molecül schwefelsaure Magnesia (120 Gramm des wasserfreien oder 246 Gramm des krystallisirten Salzes). 101 Gramm KNO_3 sind also in dieser Beziehung 180 resp. 369 Gramm des letztgenannten Salzes gleich zu stellen. In Versuchen, in denen Ein Salz durch ein anderes ersetzt wird, sollte solches also stets nach isotonischen Verhältnissen geschehen, da sonst die Anziehung der ganzen Lösung zum Wasser, und damit ihre retardirende Wirkung auf das Wachsthum verändert wird.

Kommt es darauf an, den Einfluss verschiedener Salze, sei es in reinen, sei es in gemischten Lösungen, auf die Vegetation mit einander zu vergleichen, so ist stets darauf Rücksicht zu nehmen, dass diese Salze, neben ihrer zu untersuchenden specifischen Wirkung, auch stets wasserentziehend wirken, oder doch die Aufnahme des Wassers seitens der Pflanze herabsetzen. Nur wenn sie in isotonischen Concentrationen angewandt werden, ist dieser letztere Einfluss für ungleichnamige Salze gleich gross, und nur dann lässt sich mit Sicherheit darüber entscheiden, ob ihnen noch eine specifische Wirkung zukommt. So verhält es sich z. B., wie man sogleich einsehen wird, mit dem Einflusse der von den Wurzeln aufgenommenen Lösungen auf die Wasserbewegung und auf die Verdunstung in den Blättern. Insbesondere hebe ich jene Versuche hervor, in denen die Geschwindigkeit des Wachsthums von Wurzeln in Lösungen ver-

schiedener Salze und verschiedener Concentration studirt wird. Wirken die Salze dabei nur kraft ihrer Anziehung zum Wasser, so muss das Wachsthum in isotonischen Concentrationen der verschiedensten Stoffe dieselbe Geschwindigkeit zeigen. Sollte letzteres aber nicht der Fall sein, so wäre noch eine andere Wirkung der Salze zu vermuthen. Hier liegt ein interessantes Feld für weitere Untersuchungen offen. Auch die Frage nach der Beziehung zwischen Concentration der Lösung und Geschwindigkeit des Wurzelwachsthums harrt noch eines eingehenden Studiums.

Bei plasmolytischen Studien ist häufig eine Anwendung verschiedener Lösungen von Wichtigkeit. Namentlich ist es häufig wichtig, die Wirkung von Stoffen von verschiedenem Diffusionsvermögen, wie z. B. Salpeter und Rohrzucker, auf denselben Process zu studiren. Der Grad ihrer Concentration lässt sich im Voraus aus den isotonischen Coëfficienten berechnen, wenn er für die Erscheinung, die man hervorrufen will, bei Einer Substanz bekannt ist. Zu bemerken ist aber, dass solches nur für verdünnte Lösungen zulässig ist, z. B. für Lösungen von wenigen Procenten, oder solchen, welche mit höchstens 0.3 Aequivalent oder 3 pCt. Salpeter isotonisch sind. Bei Anwendung stärkerer Lösungen beobachtet man, wie zu erwarten, nicht selten bedeutende Abweichungen. Solches ist namentlich beim Chlorcalcium der Fall.

Die Bewegungen mancher niederer Organismen, z. B. gewisser Bacterien, und die Protoplasmaströmungen mancher Zellen finden bekanntlich in sehr verdünnten Salzlösungen ungestört statt, während destillirtes Wasser schädlich auf sie einwirkt. Vorschriftsmässig pflegt man eine $^3/_4$ procentige Lösung von Kochsalz zu benutzen. Es ist zu erwarten, dass andere Salze, Zucker, Glycerin u. s. w. in isotonischen Concentrationen denselben Effect haben werden.

Diese Beispiele mögen genügen, um die Aufmerksamkeit auf die Concentration von Nährlösungen und dem Leben unschädlichen Reagentien zu lenken, und namentlich auf die Vermeidung von Ungleichheiten, welche durch die ungleiche wasseranziehende Kraft der verschiedenen gelösten Stoffe entstehen könnten. Sie lehren aber gleichfalls wie man in unseren Coëfficienten ein einfaches Mittel hat, um die numerischen Resultate älterer einschlägiger Versuche richtig zu beurtheilen.

Sie lehren ferner, dass eine klare Einsicht in manche in Lösun-

gen vorsichgehende Processe erst dann erlangt wird, wenn man die Concentrationen ungleichnamiger Stoffe, nicht, wie bisher üblich, nach Gewichtsprocenten ausdrückt, sondern im Gegentheil derart, dass man die Anzahl der Grammmolecüle im Liter angiebt. Es lässt sich dann wenigstens die allgemeinste und wichtigste Eigenschaft der Lösungen, der Grad, in welchem sie den lebenden Zellen Wasser entziehen, oder ihnen die Aufnahme von solchem gestatten, in directer und übersichtlicher Weise beurtheilen. Ich möchte für alle physiologischen Versuche diese Weise Concentrationen anzugeben, auf's Dringlichste empfehlen.

Um aber bei der Berechnung aller älteren Versuche, in denen die Concentration in Gewichtsprocenten angegeben ist, die Vergleichung der Wirkung verschiedener Stoffe zu erleichtern, füge ich zum Schlusse eine Tabelle bei, welche für die von mir untersuchten Stoffe die Zahlen enthält, welche bei einer solchen Vergleichung erforderlich sind. Sie umfasst für diese Verbindungen den Salpeterwerth einer einprocentigen Lösung, und die in Gewichtsprocenten angegebene Concentration einer mit 0.1 Aeq. KNO_3 isotonischen Lösung. Diese letzteren, in der letzten Spalte verzeichneten Werthe, stellen also isotonische Concentrationen aller jener Verbindungen vor. In die Tabelle sind ferner die Daten aufgenommen, welche zur Berechnung jener Grössen dienen; es sind dies die chemischen Formeln, die Aequivalentzahlen und Molecular-Gewichte, und endlich die isotonischen Coëfficienten. In einigen Fällen, wo die krystallinischen Stoffe Krystallwasser enthalten, habe ich diese unter den wasserfreien Verbindungen aufgeführt, weil diese Verbindungen gewöhnlich im krystallinischen Zustande abgewogen und aufgelöst werden.

Ueber die Berechnung selbst sei Folgendes bemerkt. Die Salpeterwerthe der einprocentigen Lösungen sind $= \frac{1}{3} \times 10 \times \frac{\text{Isot. Coëff.}}{\text{Molec. Gew.}}$, und weisen den Salpeterwerth direct in Aequivalenten an. Da das Molecular-Gewicht des Kalisalpeters 101 ist, eine Lösung von 0,1 Aeq. also 1,01 pCt. enthält, braucht man die Zahlen nur mit 10 zu multipliciren, um den Salpeterwerth in Procentgehalten von Kalisalpeter mit hinreichender Genauigkeit zu finden. Die Concentrationen der mit 0.1 Aeq. = 1.01 pCt. Kalisalpeter isotonischen Lösungen, berechnen sich nach der Formel $\frac{\text{Molec. Gew.}}{\text{Isot. Coëff.}} \times 0.03$; sie sind das Zehnfache der reciproken Werthe der Zahlen der vorletzten Spalte.

Tabelle zur Berechnung der Salpeterwerthe und der isotonischen Concentrationen nach Gewichtsprocenten.

Stoffe.	Formeln.	Aeq.-Zahl	Molec.-Gewicht	Isot. Coëff.	Salpeterwerth d. 1proc. Lösung	Concentration der mit 0.1 Aeq. KNO_3 isot. Lös.
Rohrzucker	$C_{12}H_{22}O_{11}$	—	342	2	0.0195	5.13 %
Invertzucker	$C_6H_{12}O_6$	—	180	2	0.037	2.70
Citronensäure	$C_6H_8O_7$	64	192	2	0.035	2.88
dito Krystalle . . .	$C_6H_8O_7 + H_2O$	70	210	2	0.032	3.15
Aepfelsäure	$C_4H_6O_5$	67	134	2	0.050	2.01
Weinsäure	$C_4H_6O_6$	75	150	2	0.044	2.25
Oxalsäure	$C_2H_2O_4$	45	90	2	0.074	1.35
dito Krystalle . . .	$C_2H_2O_4 + 2H_2O$	63	126	2	0.053	1.89
Salpetersaures Kalium . .	KNO_3	101	101	3	0.099	1.01
Salpetersaures Natrium .	$NaNO_3$	85	85	3	0.118	0.85
Chlorkalium	KCl	74.5	74.5	3	0.134	0.745
Chlornatrium	$NaCl$	58.5	58.5	3	0.171	0.585
Chlorammonium	NH_4Cl	53.5	53.5	3	0.187	0.535
Essigsaures Kalium . . .	$KC_2H_3O_2$	98	98	3	0.102	0.98
Saures citronens. Kalium	$KH_2C_6H_5O_7$	43.3	130	3	0.077	1.30
Oxalsaures Kalium . . .	$K_2C_2O_4$	83	166	4	0.080	1.245
dito Krystalle . . .	$K_2C_2O_4 + H_2O$	92	184	4	0.072	1.38
Schwefelsaures Kalium .	K_2SO_4	87	174	4	0.077	1.305
Phosphorsaures Kalium .	K_2HPO_4	58	174	4	0.077	1.305
Weinsaures Kalium . . .	$K_2C_4H_4O_6$	113	226	4	0.059	1.695
Aepfelsaures Kalium . .	$K_2C_4H_4O_5$	105	210	4	0.063	1.575
Saures citronens. Kalium	$K_2HC_6H_5O_7$	89.3	268	4	0.050	2.01
Citronensaures Kalium .	$K_3C_6H_5O_7$	102	306	5	0.054	1.836
dito Krystalle . . .	$K_3C_6H_5O_7 + H_2O$	108	324	5	0.051	1.944
Aepfelsaures Magnesium .	$MgC_4H_4O_5$	78	156	2	0.043	2.34
Schwefelsaures Magnesium	$MgSO_4$	60	120	2	0.056	1.80
dito Krystalle . . .	$MgSO_4 + 7H_2O$	123	246	2	0.027	3.69
Citronensaures Magnesium	$Mg_3(C_6H_5O_7)_2$	75	450	4	0.030	3.375
Chlormagnesium . . .	$MgCl_2$	47.5	95	4	0.140	0.7125
Chlorcalcium	$CaCl_2$	55.5	111	4	0.120	0.8325

II. Theil.

Ueber die Analyse der Turgorkraft.

Einleitung.

Indem wir jetzt zum physiologischen Theile unserer Untersuchung übergehen, sei es gestattet, in kurzen Zügen anzugeben, welcher Art die Fragen sind, welche mich das Bedürfniss empfinden liessen, den Antheil der verschiedenen, im Zellsaft gelösten Stoffe an der Turgorkraft messen, oder mit anderen Worten diese Kraft analysiren zu können.[1]) Die hervorragende Bedeutung des Turgors für das Leben und speciell für das Wachsthum der Pflanzen ist, seit den bahnbrechenden Untersuchungen von Sachs, Jedem bekannt, und ich kann mich also sehr kurz fassen. Nach den jetzt allgemein angenommenen Principien seiner Theorie des Wachsthums, wird die Anziehung des Zellsaftes zu Wasser als die mechanische Ursache der Streckung turgescenter Gewebe betrachtet. Die im Zellsafte gelösten Stoffe liefern die Kraft, welche das Wasser in die Zellen hineinzieht, dadurch deren Volumen vergrössert und das rasche Wachsthum der Zellhäute bewirkt. Der Zellsaft aber ist ein Gemenge zahlreicher verschiedenartiger Körper in wässeriger Lösung, und es leuchtet ein, dass diese alle nach Maassgabe ihrer specifischen Affinität zu Wasser, und nach der Menge, in der sie in der betreffenden Zelle vorhanden sind, einen Antheil an der Turgorkraft nehmen werden. Aber unter ihnen giebt es einerseits solche mit grosser, und andere mit geringer Affinität zu Wasser, andererseits kommen einige in hervorragender und andere wieder in sehr untergeordneter Menge in den einzelnen Zellen vor.

Wie es nach zerstreuten Bemerkungen in der bereits sehr ausgedehnten Literatur über diesen Gegenstand den Anschein hat, räumt die herrschende Meinung der Glucose unter den Inhaltsstoffen der Pflanzenzellen den ersten Rang in Beziehung zur Turgorkraft ein, aber es ist klar, dass, wo bestimmte Stoffe, wie z. B. Pflanzensäuren

---

1) Ueber diese Fragen vergleiche man auch: Bot. Ztg. 1879, S. 847 und Bot. Ztg. 1883, S. 849.

und deren Kalisalze, Rohrzucker, Salpeter oder Chlornatrium im Zellsaft in ganz erheblichen Mengen angehäuft sind, solche Verbindungen jedenfalls einen sehr wesentlichen Theil der fraglichen Kraft liefern werden.

Theoretische Erwägungen weisen mit Bestimmtheit darauf hin, dass die osmotische Kraft des Zellsaftes durch die Lebensthätigkeit des Protoplasma aus anderen, den Zellen zugeführten Kraftformen gebildet wird, und jede tiefere Einsicht in die Gesetze, welche die Turgorkraft beherrschen, muss also von der Frage ausgehen, in welcher Weise dieses geschieht. Giebt es, ausser den Stoffen welche zu anderen Zwecken in den Zellen abgelagert sind, wie z. B. den Nährstoffen, auch solche, welche nur zum Zwecke des Turgors aufgenommen oder gebildet werden? Besitzen die Zellen das Vermögen, wenn bestimmte Inhaltsbestandtheile in besonderen Fällen in ungewöhnlich grosser oder geringer Menge vorkommen, die Summe der Turgorkraft davon, durch geringere oder grössere Production anderer Bestandtheile unbeeinflusst zu erhalten? Welche Aenderungen erleidet diese Kraft bei bestimmten chemischen Umwandlungen, oder bei Aufnahme resp. Abgabe bestimmter Mengen der verschiedenartigsten Verbindungen? In welcher Weise wird die Zunahme der Turgorkraft beim Wachsthum, bei den Wachsthumskrümmungen und so vielen anderen Bewegungen bewirkt; beruht diese stets auf die Production derselben Substanz, oder auf die Anhäufung verschiedenartiger Körper? — Diese und zahlreiche andere Fragen von principieller Bedeutung dringen sich uns auf, wenn wir es versuchen uns eine Vorstellung von der Art und Weise zu machen, in der durch verschiedene stoffliche Umwandlungen, die so ansehnliche osmotische Kraft des Zellsaftes wachsender Pflanzentheile hervorgebracht wird.

Alle solche Fragen können aber nur dann einer experimentellen Behandlung unterworfen werden, wenn es möglich sein wird, in jedem einzelnen Falle den Antheil der einzelnen Inhaltsbestandtheile an der Turgorkraft mit hinreichender Genauigkeit zu bestimmen. Mit anderen Worten, wenn es möglich sein wird, eine Analyse der Turgorkraft zu machen. Für jede solche Analyse ist aber die genaue Kenntniss der drei folgenden Factoren unerlässlich:

1. Die totale Turgorkraft des Zellsaftes.
2. Die quantitative chemische Zusammensetzung des Zellsaftes.
3. Die Anziehung der einzelnen im Zellsaft gelösten Bestandtheile zu Wasser.

Ist die chemische Analyse eine vollständige, so genügen offenbar die beiden letzteren Factoren; da solches bei Pflanzensäften aber gewöhnlich nicht der Fall zu sein pflegt, so muss die totale Turgorkraft unabhängig von den beiden anderen Factoren bestimmt werden können.

Sind die drei erwähnten Factoren bekannt, so ist die Berechnung der Analyse der Turgorkraft eine äusserst einfache Operation. Denn man braucht nur den Gehalt des Zellsaftes an jeder einzelnen Verbindung mit dem Coëfficienten, der deren Anziehung zu Wasser anweist, zu multipliciren, um die absolute Grösse der Anziehung der einzelnen Bestandtheile zu Wasser zu finden. Lässt sich die Rechnung für sämmtliche Inhaltsstoffe ausführen, so muss die Summe der einzelnen Anziehungen der totalen Turgorkraft gleich sein; sonst ist sie um so viel kleiner, als den nicht bestimmten Inhaltsstoffen entspricht. Die Umrechnung der einzelnen gefundenen Werthe in Procente der ganzen Turgorkraft, liefert dann in beiden Fällen die gewünschte Analyse. [1])

Nachdem wir nun im ersten Theile die Coëfficienten kennen gelernt haben, welche uns die relative Grösse der Anziehung der einzelnen, im Zellsaft gelösten Bestandtheile zu Wasser anweisen, werden wir jetzt zunächst im ersten Abschnitt dieses zweiten Theiles eine Methode ausarbeiten, um die Turgorkraft eines gegebenen Zellsaftes zu messen, und dann im zweiten Kapitel nachweisen, wie aus dem dabei erhaltenen Resultat, und der chemischen Analyse des Saftes, sich die Analyse der Turgorkraft berechnen lässt.

Zu einer bequemeren und sicheren Anwendung unserer Methode auf die verschiedenartigsten physiologischen Probleme bedarf es aber ferner einer vorläufigen Orientirung auf diesem neuen Gebiete. Ich habe deshalb die wichtigsten Factoren der Turgorkraft für die gewöhnlichsten Fälle in ihrer relativen Grösse wenigstens in den Haupt-

---

1) Beispiele solcher Analysen der Turgorkraft findet man am Schlusse des zweiten Abschnittes.

zügen ermittelt, und die Resultate meiner diesbezüglichen Versuche im dritten Abschnitt niedergelegt. Hoffentlich werden diese allgemein gehaltenen Ergebnisse zahlreicher Turgorkraft-Analysen für die Behandlung von speciellen Fragen die erforderlichen Ausgangspunkte bieten. Im vierten Kapitel gebe ich dann ein Beispiel von der Art und Weise, wie die Gesetze der isotonischen Coëfficienten zur Lösung besonderer pflanzenphysiologischer Probleme angewandt werden können.

Abschnitt I.

Ueber die Messung der Turgorkraft ausgepresster Zellsäfte.

Unter der Turgorkraft versteht man die Kraft, mit der der Inhalt einer lebendigen Zelle ihre Haut auszudehnen bestrebt ist, resp. wirklich ausdehnt. Die elastische Spannkraft der gedehnten Haut hält dieser Turgorkraft das Gleichgewicht. Die Ursache dieser Kraft aber stellen die verschiedenen im Zellsafte gelösten Verbindungen dar, welche das Wasser aus der Umgebung in die Zelle ziehen, und dadurch das Volumen des Zellsaftes zu vergrössern streben. Diese Turgorkraft, diese Affinität der gelösten Bestandtheile des Zellsaftes zu Wasser, ist die mechaniche Ursache der Zellstreckung, wie durch die bahnbrechenden Arbeiten von Sachs endgültig bewiesen ist.

Eine genaue Messung der Turgorkraft wachsender Pflanzentheile war bisher nicht möglich. Die Beobachtungen von Sachs an geotropisch sich krümmenden Grasknoten, welche die ganze darniederliegende Pflanze (z. B. Mais) aufheben, hatten gelehrt, dass es sich hier jedenfalls um ganz bedeutende Kräfte handelt, und die Messungen Pfeffer's zeigten, dass die Gelenkpolster mancher Pflanzen bei ihren Bewegungen Kräfte ausüben, welche einen Widerstand von mehreren Atmosphären zu überwinden im Stande sind. Auch in wachsenden Sprossgipfeln wurde die Turgorkraft im Mittel auf etwa 4—5 Atmosphären bestimmt (vergl. S. 529).

Die äussere Kraft, welche ein wachsendes oder sich bewegendes Organ zu leisten im Stande ist, ist aber nicht ohne Weiteres der Turgorkraft des Saftes seiner Zellen gleich zu setzen, da ja auch innere Arbeit bei diesen Vorgängen zu leisten ist. Denn es muss die elastische Spannung der Zellhäute, der Protoplaste und namentlich der passiv gedehnten Gewebe überwunden werden. Zur Messung der Turgorkraft der Zellsäfte ist dieser Weg also nicht sehr geeignet.

In den Analysen der Turgorkraft muss die Affinität der einzelnen Bestandtheile des Zellsaftes auf die Turgorkraft des ganzen Saftes bezogen werden, wenn man ihren procentischen Antheil an der gesammten Kraft berechnen will. Die Turgorkraft selbst muss also mit viel grösserer Genauigkeit, als bisher der Fall war, gemessen werden können, und zwar mit demselben Maassstabe, wie die Affinität der einzelnen Bestandtheile des Zellsaftes zu Wasser.

Diesen Anforderungen genügen aber die Methoden, welche wir zur Ermitttelung der isotonischen Coëfficienten benutzt haben, vollkommen, und wir haben in diesem Paragraphen nur auseinanderzusetzen, wie sie auf diese Aufgabe anzuwenden sind. Es handelt sich dabei stets darum, den Salpeterwerth (S. 430) des betreffenden Saftes zu messen, d. h. die Concentration jener Salpeterlösung ausfindig zu machen, welche dieselbe Anziehung zum Wasser besitzt wie der fragliche Saft.

Auf dem ersten Blick giebt es zur Lösung unserer Aufgabe zwei Wege, welche wir jetzt zunächst mit einander vergleichen wollen. Einmal kann man den Salpeterwerth des ausgepressten Zellsaftes in derselben Weise bestimmen, wie bei chemisch reinen Substanzen. Oder man kann den Salpeterwerth des in der lebendigen Zelle befindlichen Saftes nach der plasmolytischen Methode — für wachsende Theile nach der Methode der Gewebespannung — durch Aufsuchung der plasmolytischen Grenzconcentration (S. 435) resp. der indifferenten Concentration (S. 484) ermitteln.

In beiden Fällen finden die im ersten Theil besprochenen Methoden, mit geringen Abänderungen, Anwendung. Beide Verfahren haben gewisse Vor- aber auch gewisse Nachtheile. Handelt es sich um eine Analyse der Turgorkraft, und muss man also den Zellsaft einer chemischen Analyse unterwerfen, so verdient die erstere ohne Zweifel den Vorzug. Erstens, weil man ohnehin den Saft durch

Auspressen gewinnen muss, und zweitens, weil man sicher ist, den totalen Salpeterwerth für genau dieselbe Flüssigkeit zu bestimmen, deren einzelne Bestandtheile man auf chemischem Wege ausmisst.

Ein Nachtheil, der der Methode des ausgepressten Zellsaftes anklebt, liegt darin, dass der durch Auspressen gewonnene Saft keineswegs ohne weiteres dem Zellsafte der Parenchymzellen gleichgestellt werden kann. Gar häufig sind die Pflanzentheile so dünn, dass es unmöglich ist das Parenchym in hinreichender Menge von den übrigen Geweben zu trennen, und sogar in manchen grossen Blattstielen (wie Rheum, Gunnera, Lappa u. s. w.) ist das ganze Mark von Gefässbündeln durchsetzt, und kann also füglich nicht isolirt werden. Der Saft enthält also das Wasser und die löslichen Stoffe sehr ungleichnamiger Gewebe, und weder sein absoluter Salpeterwerth, noch seine Zusammensetzung ist dem des Schwellgewebes völlig gleich. Aus dem Xylem kann z. B. Wasser, aus dem Phloëm können Eiweiss und Phosphate aufgenommen werden. Andererseits sind die einzelnen Schichten des Parenchyms einander ungleich: die Zuckerscheide ist häufig reicher an Zucker, die inneren Markzellen haben nicht selten grössere Anziehung zu Wasser als die äusseren, und man ist also ohnehin verpflichtet, sich mit Mittelzahlen zufrieden zu stellen.

Vorläufige Versuche, welche ich speciell zu diesem Zwecke angestellt habe, haben aber gezeigt, dass der Antheil des Parenchymsaftes an dem ausgepressten Saft ein so überwiegender ist, dass der Einfluss der übrigen Gewebe ganz in die Grenzen der auch sonst möglichen Beobachtungsfehler zurücktritt. Sowohl der Salpeterwerth als auch die quantitativ-chemische Zusammensetzung zeigte sich nicht wesentlich anders, wenn das ganze Organ, oder sein möglichst gereinigtes Mark der Analyse unterworfen wurde.

Die zweite Methode liefert gleichfalls nicht ohne weiteres die Grösse der Turgorkraft des Zellsaftes. In den im ersten Theil (Abschnitt III, § 2) beschriebenen Versuchen, ist für eine Reihe von Arten diejenige Concentration einer Salpeterlösung bestimmt worden, in der sich die isolirten Kreuzstreifen wachsender Sprosse weder auf- noch abrollen. Diese Concentrationen bewegen sich in der übergrossen Mehrzahl der Fälle zwischen etwa 0.16 und 0.22 Aequiv. Kalisalpeter, und sind im Mittel aus allen 43 Versuchen gleich

0.18 Aeq. KNO_3. Mit dieser Kraft kann man also annehmen, dass das wachsende Markgewebe Wasser anzieht. Aber ist dieses nun auch der Salpeterwerth des Zellsaftes? Offenbar nicht, denn der Zellsaft muss bei der Aufnahme von Wasser den Widerstand der elastisch gedehnten Zellhaut überwinden, und die wasseranziehende Kraft des ganzen Gewebes ist also gleich der Turgorkraft seiner Zellsäfte, vermindert mit der elastischen Spannkraft der Zellhäute. Solange man also nicht im Stande ist, die Spannkraft der Zellenwände zu messen oder zu eliminiren, führt diese Methode nicht zu einer Kenntniss des Salpeterwerthes der Zellsäfte. Allerdings scheint in wachsenden Markzellen jene Spannkraft keine sehr grosse zu sein, wie schon daraus hervorgeht, dass isolirte Markprismen sich im Wasser um mehr als ein Drittel ihrer Länge ausdehnen können, bevor ein Gleichgewicht zwischen Turgorkraft und Spannkraft der Wandungen erreicht ist. Im unverletzten Sprossgipfel sind es ja hauptsächlich die passiv gedehnten Gewebe (Epidermis, Collenchym, Gefässbündel u. s. w.), welche dem Ausdehnungsstreben des Markes das Gleichgewicht halten. Andererseits spricht hierfür der Umstand, dass, wie schon erwähnt, die Turgorkraft des ganzen Markgewebes im Mittel aus zahlreichen Versuchen zu 0.18 Aeq. KNO_3 gefunden wurde, während wir bald sehen werden, dass die Turgorkraft ausgepresster Zellsäfte wachsender Pflanzentheile im Mittel aus fast 20 Versuchen gleich 0.20 Aeq. KNO_3 zu stellen ist. Der Einfluss der Zellwände ist also hier, allem Anscheine nach, fast verschwindend klein.

Für manche Zwecke dürfte sich diese Methode zur Bestimmung der Turgorkraft wachsender Pflanzentheile sehr empfehlen, zumal wo es sich darum handelt, die Aenderungen kennen zu lernen, welche die Grösse dieser Kraft unter verschiedenen äusseren Einflüssen erleidet.

Eine Bestimmung der Turgorkraft durch Ermittelung der schwächsten zur Plasmolyse erforderlichen Concentration des Salpeters, oder der höchsten Concentration, welche noch gerade keine Plasmolyse hervorruft, wird in der grossen Mehrzahl der Fälle schon aus dem Grunde nicht zu befriedigenden Resultaten führen, weil jene Concentration in den meisten Geweben für die einzelnen Zellen eine sehr verschiedene ist, und eine genaue Bestimmung also

nur selten möglich sein wird. Dazu kommt, dass in parenchymatischen Geweben, und zumal in solchen mit farblosem Zellsaft, geringe Grade der Plasmolyse sich nur zu leicht in zahlreichen Zellen der Beobachtung entziehen. Auf diesen Punkt brauchen wir aber nicht weiter einzugehen.

Für unseren Zweck bleibt also nur übrig, die Turgorkraft ausgepresster Zellsäfte zu ermitteln, und wir wenden uns jetzt zu der Beschreibung des dazu anzuwendenden Verfahrens. Ich bespreche gesondert die Bereitung der Säfte und die Messung ihres Salpeterwerthes.

Bereitung ausgepresster Zellsäfte. Die Säfte habe ich stets mittelst einer Handpresse aus den Geweben herausgepresst, und zwar fast immer, bis sich damit nahezu nichts mehr gewinnen liess; das zurückbleibende, selbstverständlich noch einen wesentlichen Theil des Saftes enthaltende Gewebe wurde nicht weiter benutzt. Eine Verdünnung mit Wasser fand also nie statt. Der gewonnene Saft wurde stets durch Filtriren (durch nicht vorher befeuchtete Filter) möglichst geklärt.

Nur bei ausgewachsenen oder nahezu ausgewachsenen Geweben, und bei diesen noch bei Weitem nicht immer, erhält man auf diese Weise eine klare, gut filtrirbare Flüssigkeit. In wachsenden Theilen ist der Saft gewöhnlich so reich an Eiweiss, dass eine Abscheidung dieses nicht umgangen werden kann. Ich habe in solchen Fällen das Eiweiss durch Erwärmen coagulirt, und zwar entweder in den Organen selbst, vor dem Pressen, oder im ausgepressten Saft, gewöhnlich sogar der Sicherheit wegen in beiden. Das Erwärmen der ganzen Organe, sowie das der ausgepressten Säfte geschah stets in geschlossenen Gefässen, im Wasserbade bei 100° C.; die Gefässe wurden erst geöffnet, als sie völlig auf die Temperatur der Umgebung abgekühlt waren. In dieser Weise konnte einer Concentrationsänderung durch Verdunstung in wirksamer Weise vorgebeugt werden.

Werden Pflanzentheile vor dem Pressen bei nahezu 100° C. erhitzt, so werden die Protoplaste ihrer Zellen getödtet und der Saft fliesst dann leichter aus, als wenn man das lebendige Gewebe unter die Presse bringt. Man hat dann einen doppelten Vortheil. Erstens gewinnt man den Saft weit vollständiger, und wenn davon eine

bestimmte Anzahl Cubikcentimeter zur Analyse erforderlich sind, kann man also mit einer geringeren Menge von Material auskommen. Aus vorher getödteten Theilen erhält man häufig die $1^1/_2$ bis zweifache Menge derjenigen, welche dieselben Theile, frisch gepresst, geliefert haben würden. Zweitens aber können sich hier die Säfte sämmtlicher Zellen mischen, während beim Pressen lebender Organe zahllose Zellen geschlossen bleiben. Weicht deren Inhalt von dem der übrigen Zellen ab, so entspricht der gewonnene Saft nur nach vorherigem Tödten dem wirklichen Mittelwerth. Zumal bei vergleichenden Versuchen ist dieses zu berücksichtigen. Doch lehrten mich einige Vorversuche, dass weder der Salpeterwerth, noch auch die quantitativ-chemische Zusammensetzung von Säften, welche nach beiden Methoden aus demselben Pflanzentheil gewonnen waren, wesentliche Verschiedenheiten zeigten.

Die Filtration geschah meist zuerst durch Leinwand, um die gröberen Theilchen zu trennen, und dann durch Filtrirpapier. Beide waren selbstverständlich vorher in üblicher Weise mit Salzsäure ausgewaschen und wurden vor dem Gebrauche nicht befeuchtet. Die Trichter ruhten auf enghalsige Flaschen und wurden mit Glasplatten gedeckt, um die Verdunstung zu mässigen.

Bei der Erwärmung auf 100° C. können die Säfte, ausser der Coagulation des Eiweisses, noch weitere Veränderungen erleiden. Mit dem Eiweiss wird ein Theil der Phosphate und der anderen Salze niedergeschlagen. Es darf aber angenommen werden, dass diese Salze mit dem Eiweiss aus den Protoplasten und dem Phloëm aufgelöst waren, und dass ihre Fällung die Zusammensetzung des Saftes von der des wirklichen Zellsaftes nicht entfernt. Ist Rohrzucker vorhanden, so kann dieser durch die Säuren des Saftes invertirt werden. Nach einigen Vorversuchen aber nur zu einem geringen Theile, und da ich in den Säften wachsender Pflanzentheile in der Regel überhaupt keinen Rohrzucker fand, so ist diese Fehlerquelle wohl nur selten von Bedeutung. Wichtiger ist das Verhalten der Citronensäure. Die Pflanzensäfte enthalten fast immer Kalksalze; wenn also auch citronensaure Salze vorhanden sind, wird diese Säure in Verbindung mit Kalk durch die Erwärmung auf 100° C. gefällt. In den so bereiteten Säften konnte ich dementsprechend nie Citronensäure nachweisen. Glücklicherweise sind die Säfte wachsender

Pflanzentheile gewöhnlich nicht so reich an Citronensäure, dass durch Fällung ihres Kalksalzes ein erheblicher Fehler in der Bestimmung des gesammten Salpeterwerthes zu befürchten wäre.

Handelt es sich nicht um eine Messung der Turgorkraft an sich, sondern um eine Vergleichung dieser mit dem Salpeterwerthe der einzelnen Bestandtheile des Saftes, so ist der Schaden, der aus diesen Fehlerquellen entstehen könnte, ein um so geringerer, als die chemische Analyse des Saftes durch sie in derselben Weise beeinflusst wird wie die Messung der Turgorkraft. Die gegenseitige Vergleichbarkeit beider bleibt also im Wesentlichen unbeeinträchtigt.

Messung des Salpeterwerthes ausgepresster Zellsäfte. Der Salpeterwerth eines Zellsaftes lässt sich genau nach derselben Weise bestimmen, wie der einer beliebigen chemisch-reinen Lösung. Zu empfehlen ist dafür also die vergleichende plasmolytische Methode, und ich darf somit für die einzelnen Vorschriften, die bei der Ausführung zu beachten sind, auf den ersten Theil (Abschn. II § 1 S. 441) verweisen. Als Indicatorpflanzen kann man die dort beschriebenen Curcuma rubricaulis und Tradescantia discolor benutzen, thatsächlich habe ich bis jetzt fast nur die letztere gebraucht, weil mir zur Zeit meiner bisherigen Analysen die Curcuma nicht zur Verfügung stand.

Von Tradescantia discolor wählte ich stets nur die mittleren Zellen des Mittelnerven; die seitlichen habe ich bei diesen Bestimmungen nie gebraucht. Für die Herstellung der Präparate vergleiche man S. 446.

Eine wesentliche Aenderung in der dort beschriebenen Methode ist durch den Umstand bedingt, dass Pflanzensäfte gewöhnlich kaum in hinreichender Menge zu einer chemischen Analyse zu haben sind, wenigstens wenn man darauf hält, die Pflanzentheile rein von anhängenden Organen und möglichst von gleichem Alter zur Saftbereitung einzusammeln. Sollen dazu nur junge wachsende Organe, und diese von möglichst verschiedenen Arten, studirt werden, so ist es wesentlich, die Analysen mit den kleinstmöglichen Saftmengen ausführen zu können. Auch die Bestimmung des Salpeterwerthes soll also mit so wenig Saft geschehen, wie nur ohne Gefahr für ihre Genauigkeit möglich ist.

Die Herstellung einer Reihe von Lösungen verschiedener Con-

centration, wie die vergleichende plasmolytische Methode sie verlangt, fordert aber ein ziemlich grosses Quantum der ursprünglichen Lösung. Denn je grösser die jedesmal zur Verdünnung mit Wasser ausgemessenen Volumina, um so genauer wird die erwünschte Concentration der einzelnen Lösungen erreicht. Bei den im ersten Theil mitgetheilten Versuchen zur Bestimmung der isotonischen Coëfficienten bereitete ich mir gewöhnlich von der ursprünglichen Lösung 100 bis 200 CC, nie unter 50 CC. So grosse Mengen ausgepresster Säfte können aber nur relativ selten für die Bestimmung des Salpeterwerthes geopfert werden; gewöhnlich stehen dafür höchstens 10 bis 20 CC zur Verfügung.

Daher habe ich hier stets einen ganz anderen Weg eingeschlagen. Statt zu den einzelnen Lösungen verschiedene Mengen Saft mit verschiedenen Mengen Wasser zu mischen, habe ich stets dieselbe Menge Saft mit derselben Menge einer anderen Flüssigkeit zusammengebracht, letztere war aber für jede einzelne Mischung eine andere. Zur Vermengung benutzte ich aber einfach Salpeterlösungen verschiedener Concentration.

Ein Beispiel möge das Princip dieser Methode erläutern. Es sei ein ausgepresster Saft zu untersuchen, und als Indicatorgewebe diene ein Stück Oberhaut von Tradescantia, welches in einer Lösung von 0.13 Aeq. KNO_3 gerade den Anfang der Plasmolyse zeigt. Ich mische nun 1 CC des Saftes mit 1 CC einer Salpeterlösung von 0.02 Aeq.; die Mischung enthält also den auf die Hälfte verdünnten Saft + 0.01 Aeq. KNO_3; in ihr zeigt das Indicatorgewebe keine Plasmolyse. Der auf die Hälfte verdünnte Saft hat also geringere Anziehung zu Wasser als 0.13 — 0.01 = 0.12 Aeq. KNO_3. Ich wiederhole den Versuch und mische jetzt zu dem Saft ein gleiches Volumen einer Salpeterlösung von 0.20 Aeq. KNO_3 und beobachte in der Mischung starke Plasmolyse. Der halbe Saft ist also stärker als 0.13—0.10 = 0.03 Aeq. KNO_3. Es gilt nun, diese Grenzen näher zusammenzuziehen, und ich mische zu diesem Zweck je 1 CC des Saftes mit je 1 CC Kalisalpeterlösung von 0.04, 0.06 und 0.08 u. s. w. bis 0.18 Aeq. KNO_3. Es zeige sich, dass gerade ein Zusatz von 0.10 Aeq. KNO_3 genüge, um den schwächsten Grad von Plasmolyse hervorzurufen. Der halbe Saft hat dann den Salpeter-

werth 0.13—0.05 = 0,08, der unverdünnte Saft ist somit isotonisch mit 0.16 Aeq. KNO_3.

Die Erfahrung hat gelehrt, dass es in weitaus den meisten Fällen hinreicht, den Saft nur mit folgenden Salpeterlösungen zu vermengen, um schon durch den ersten Versuch seinen Salpeterwerth mit hinreichender Genauigkeit zu erfahren: 0.02, 0.04, 0.06, 0.08, 0.10 und 0.12 Aeq. KNO_3. Selten sind dazu einerseits destillirtes Wasser, andererseits 0.14 Aeq. KNO_3 erforderlich. Dadurch war es mir später fast stets möglich, Vorversuche zu umgehen und den Hauptversuch sogleich mit 6—8 Mischungen anzustellen, und es fordert somit die Methode für jede einzelne Bestimmung höchstens 6—8 CC Saft.

Die Salpeterlösungen zur Mischung, sowie die sechs zur Controle (0.10—0.15 Aeq. KNO_3) bestimmten, hielt ich mir jedesmal in hinreichenden Quantitäten bereit, um bei wiederholtem Gebrauch keine Aenderung ihrer Concentration befürchten zu müssen, und bewahrte sie in gut verschlossenen Flaschen, welche sie möglichst ausfüllten, auf. Nach zwei bis drei Monaten muss man sich diese Lösungen aber vorsichtshalber neu herstellen.

Eine grössere Annäherung der Concentration der mit dem Saft zu mischenden Salpeterlösungen, z. B. auf 0.01 Aeq. KNO_3, hat mich nicht zu grösserer Genauigkeit in den Resultaten geleitet. Dasselbe war der Fall, als ich Saft und Salpeter in anderen Volumverhältnissen mischte. Die Genauigkeit, mit der man jedesmal 1 CC abmessen kann, bedingt hier die erreichbare Grenze. Die Mischung fand stets in den kleinen Glascylinderchen statt, in denen die Gewebestückchen dem Versuch unterworfen werden sollten.

Bisweilen stösst man auf Säfte, welche bei einer Verdünnung mit dem gleichen Volum Wasser das Indicatorgewebe noch plasmolysiren. Diese können nicht anders nach obiger Methode untersucht werden, als dass man sie vorher ganz auf z. B. die Hälfte oder zwei Drittel verdünnt. Dass das Resultat entsprechend an Genauigkeit verliert, schadet bei solchen ausnahmsweise hohen Salpeterwerthen in der Regel wenig.

Es war bei diesem Verfahren von Interesse, zu erfahren, ob die Vermischung mit so beträchtlichen Mengen eines leicht diffundirenden Salzes, wie der Salpeter ist, etwa einen Einfluss auf das Resultat

haben könnte. Zwar war solches nicht zu erwarten, jedoch habe ich mit einigen Säften den Salpeterwerth nebenher noch bei Zusatz von Rohrzuckerlösungen an Stelle des Salpeters bestimmt. Es geschah dieses in der folgenden Weise. Es wurden Lösungen von Rohrzucker von solchen Concentrationen hergestellt, dass sie mit den üblichen Salpeterlösungen genau isotonisch waren, und nun mit diesen, theils zur Mischung mit den Pflanzensäften, theils als Controle, einfach so verfahren, als ob es Salpeterlösungen wären. Bestimmungen, in dieser Weise ausgeführt, lieferten für den Saft jugendlicher Sprossgipfel von Helianthus tuberosus, des Markes wachsender Blattstiele von Gunnera scabra und Heracleum Sphondylium dieselben Resultate, wie die mit den Salpeterlösungen selbst ausgeführten Versuche. Von dieser Seite ist also kein Fehler zu befürchten.

Stark saure Säfte, wie z. B. von Rheum und Begonia würden die Protoplaste des Indicatorgewebes angreifen und tödten, und dadurch die Bestimmung des Salpeterwerthes falsch oder unmöglich machen. Sie werden deshalb vorher neutralisirt. Dabei ist folgendes zu berücksichtigen. Der Saft wird mit einer vorher bestimmten Menge einer kohlensäurefreien Kalilösung soweit neutralisirt, bis er noch grade schwach sauer reagirt; alkalische Reaction ist durchaus zu vermeiden. Dabei erleidet der Saft erstens eine Verdünnung und zweitens eine Erhöhung seines Salpeterwerthes durch Umwandlung der freien Säure in das entsprechende Kalisalz. Ist also der Salpeterwerth des neutralisirten Saftes nach obiger Methode gefunden, so bedarf dieser einer zweifachen Correction. Die wegen der Verdünnung ergiebt sich von selbst, die wegen des Zusatzes von Kali aus der Betrachtung, dass jedes Aequivalent Kali den Salpeterwerth gleichviel erhöht, wie $^1/_3$ Molecül Kalisalpeter, da ja der partielle isotonische Coëfficient des Kaliums (in Verbindungen) = 1 ist (S. 519). Durch diese Operation büsst die Bestimmung ein wenig an Genauigkeit ein.

Weitaus die meisten Pflanzensäfte bedürfen aber weder der vorherigen Verdünnung, noch auch der Neutralisation. Gewöhnlich sind sie nur schwach sauer, enthalten keine Oxalsäure, sondern meist vorwiegend die schwächere Aepfelsäure, und diese nicht im freien Zustande, sondern als saures Salz. Ich habe nun einige Vorversuche

angestellt, um mich zu überzeugen, dass saures Aepfelsaures Kalium, auch wenn es zu einer vielfach stärker saueren Lösung aufgelöst ist als in den Pflanzensäften, dennoch die Ermittelung des Salpeterwerthes der Lösung mit Tradescantia discolor nicht gefährdet. Ich gehe jetzt zu der Beschreibung dieser Versuche über.

Einfluss der sauren Reaction der Zellsäfte auf die Bestimmung ihrer Salpeterwerthe. Die saure Reaction der meisten Zellsäfte rührt, wie gesagt, wohl von saurem äpfelsaurem Kalium her; die Stärke ihrer Reaction entspricht nur selten derjenigen einer Lösung von 0.05 Aeq. Aepfelsäure, und bei unserer Methode, wegen der Verdünnung mit dem gleichen Volum Salpeterlösung, also höchstens 0.025 Aeq. Eine so schwach saure Reaction ist für die Zellen der Tradescantia durchaus unschädich.

Saure Lösungen, welche das Leben dieser Zellen beeinträchtigen, pflegen durch die Protoplaste zu dringen, sich mit dem Zellsaft zu mischen, und dessen violette Farbe in roth zu verwandeln. In den gewöhnlichen ausgepressten Pflanzensäften beobachtete ich diese Umfärbung unserer Zellen nicht, ebensowenig in einer sauren Lösung von äpfelsaurem Kalium, deren saure Reaction = 0.2 Aeq. dieser Säure, also verhältnissmässig sehr stark, war.

Um nun zu erfahren, ob Bestimmungen in sauren äpfelsauren Lösungen mit Tradescantia genaue Resultate liefern, habe ich einerseits saure Lösungen aepfelsauren Kaliums mit neutralen desselben Salzes, andererseits Salpeterlösungen, denen Aepfelsäure zugesetzt war, mit reinen Salpeterlösungen verglichen. Es wird hinreichen von beiden Reihen Ein Versuch als Beispiel anzuführen.

Zum ersteren Versuch bereitete ich eine Lösung von 0.2 Aeq. Aepfelsäure, und solche von neutralem äpfelsaurem Kalium von verschiedenen Concentrationen. Es wurden nun diese Lösungen derart gemischt, dass die Mischungen jedesmal 0.1 Aeq. Aepfelsäure, aber verschiedene Mengen äpfelsauren Kaliums enthielten.[1]) Ich suchte nun mit Tradescantia discolor nach der vergleichenden plasmolytischen Methode für dasselbe Gewebe die zur Plasmolyse gerade

1) Die Verbindung der Säure mit dem Salze zu einem sauren Salze lasse ich der Einfachheit halber bei diesen Auseinandersetzungen unberücksichtigt.

erforderliche Concentration der neutralen und der sauren Flüssigkeiten, und fand folgendes, bei einer Versuchsdauer von 2¼ Stunde:

Im neutralen äpfelsauren Kalium von:

0.15 Aeq. K_2M[1]) keine Plasmolyse.
0.165 - - die Hälfte der Zellen plasmolysirt.
0.18 - - alle Zellen plasmolysirt.

In den sauren Lösungen von:

0.10 Aeq. $K_2M + 0.1$ Aeq. M[2]) keine Plasmolyse.
0.115 - $K_2M + 0.1$ - M die Hälfte der Zellen plasm.
0.130 - $K_2M + 0.1$ - M alle Zellen plasmolysirt.

Es wird also 0.165 Aeq. K_2M mit 0.115 Aeq. $K_2M + 0.1$ Aeq. M isotonisch gefunden. Der isot. Coëff. von M ist aber 2, von K_2M 4, und es muss also 0.2 Aeq. M gerade 0.1 K_2M vertreten können. Also:

$$0.115 \text{ Aeq. } K_2M + \tfrac{1}{2} \times 0.1 \text{ Aeq. } K_2M = 0.165 \text{ Aeq. } K_2M.$$

Es stimmt demnach die Rechnung genau mit dem Befunde überein, und es wird also die Bestimmung des Salpeterwerthes der sauren Lösung durch Anwesenheit von 0.1 Aeq. Säure nicht beeinträchtigt.

Zu dem zweiten Versuch gab die Erwägung Veranlassung, dass in den mitgetheilten Experimenten neben der Säure kein Kalisalpeter anwesend war, und dass die saure Reaction der Zellsäfte vielleicht die Permeabilität der Zellen der Tradescantia für dieses Salz erhöhen und dadurch eine Fehlerquelle eröffnen könnte. Die Erfahrung hat dies nicht bestätigt, wie folgender Versuch lehrt:

Ich bereitete mir eine Lösung von 0.12 Aeq. Aepfelsäure, welche also mit 0.04 Aeq. Kalisalpeter isotonisch war. Ich mischte diese mit gleichen Volumina verschiedener Salpeterlösungen; der Gehalt der Mischungen war also jedesmal 0.06 Aeq. Aepfelsäure (isot. mit 0.02 Aeq. KNO_3). Sodann bestimmte ich die plasmolytische Grenzconcentration für Tradescantia mit diesen Mischungen, und mit neutralen Salpeterlösungen. Das Resultat war bei:

0.08 Aeq. $KNO_3 + 0.06$ Aeq. M keine Plasmolyse.
0.09 Aeq. $KNO_3 + 0.06$ Aeq. M die Hälfte der Zellen plasm.
0.10 Aeq. $KNO_3 + 0.06$ Aeq. M überall Plasmolyse.

---

1) K_2M = neutrales äpfelsaures Kalium (Kalium-Malat).
2) M = Aepfelsäure (Malylsäure).

Und in den Controle-Versuchen:

0.10 Aeq. KNO_3 keine Plasmolyse.
0.11 - - die Hälfte der Zellen plasmolysirt.
0.12 - - überall Plasmolyse.

Somit wurde 0.09 Aeq. KNO_3 + 0.06 Aeq. M isotonisch gefunden mit 0.11 Aeq. KNO_3. Nach der Rechnung aber müsste die erstere Lösung isotonisch sein mit 0,09 + 0.02 = 0.11 Aeq. KNO_3. Differenz 0,00.

Auch von Lösungen, welche freie Aepfelsäure oder saures äpfelsaures Kalium enthalten, kann der Salpeterwerth also nach unserer Methode ohne Fehler bestimmt werden, auch wenn sie viele Male stärker sauer sind als die Pflanzensäfte in der Verdünnung, wie sie bei unseren Versuchen angewandt werden müssen.

Die saure Reaction der gewöhnlichen Zellsäfte hat also auf die Ermittelung des Salpeterwerthes keinen Einfluss.

Beispiele von Salpeterwerthen ausgepresster Zellsäfte. Nach der im Vorhergehenden begründeten Methode habe ich nun für eine Reihe von Pflanzen den Salpeterwerth des ausgepressten Saftes ermittelt, und mich dadurch von der Brauchbarkeit der Methode überzeugt. Verbesserungen, die ich während dieser Zeit anbrachte, habe ich in die Beschreibung ohne weitere Bemerkung aufgenommen.

Die Anwendung der Methode wird ganz bedeutend vereinfacht, wenn man im Voraus das zu erwartende Resultat annähernd bestimmen kann. Es geschieht dies in der Regel durch directe Vorversuche, deren Wahl aber durch eine statistische Kenntniss der überhaupt bei Pflanzensäften vorkommenden Salpeterwerthe sehr beschränkt werden kann. Die Natur und das Alter des Organs, das Trockengewicht des Saftes, der Gehalt an Zucker, pflanzensauren Salzen und anderen verbreiteten Inhaltsbestandtheilen geben hier wichtige Fingerzeige. Lässt man einen Tropfen auf dem Objectträger eintrocknen und krystallisiren Chloride, Salpeter oder andere leicht kenntliche Verbindungen heraus, so weist dieses, in Verbindung mit anderen Factoren, häufig schon auf hohe oder niedere Salpeterwerthe. Durch Berücksichtigung solcher Eigenschaften gelang es mir bei den späteren Versuchen in zahlreichen Fällen Vorversuche völlig zu um-

gehen, und den Hauptversuch derart anzustellen, dass er direct zu einem Resultate führte.

Ich gebe nun zunächst eine ausführliche Beschreibung eines einzelnen Versuches, und wähle dazu

Gunnera scabra.

Ein nahezu ausgewachsener, 45 cm langer, 3,5 - 4 cm dicker Blattstiel, dessen Spreite fast 45 cm lang war, wog 400 Gramm. Es wurde das innere Mark, welches von spärlichen Gefässbündeln durchzogen war, in einem Gewicht von 123 Gramm isolirt, und sogleich in die Presse gebracht. Es lief ein fast klarer, nahezu farbloser Saft heraus, der ohne Erwärmung sich vollständig klar filtriren liess. Es wurden nahezu 60 Gramm erhalten, und zu einer, im nächsten Abschnitt mitzutheilenden Analyse verwandt. Der Saft enthielt 1.6 pCt. Trockensubstanz; beim Eintrocknen auf dem Objectglase krystallisirte Chlorkalium in schönen deutlichen Krystallen heraus. Frühere Versuche liessen erwarten, dass der Salpeterwerth des Saftes nicht weit von den gewöhnlichen Salpeterwerthen der Säfte wachsender Pflanzentheile (0.16—0.22 Aeq. KNO_3) abweichen würde.

Es wurden nun ein Gestell mit sechs kleinen gläsernen Cylindern von 15—20 CC Inhalt zu dem Hauptversuch, und ein gleiches zu der Controle bestimmt. In jedes Röhrchen des ersten Gestelles brachte ich genau 1 CC des Saftes, und mischte dazu 1 CC einer Salpeterlösung, welche für das erste Röhrchen 0,02 Aeq., für das zweite 0.04 Aeq., für die übrigen 0.06, 0.08, 0.10 und 0.12 Aeq. KNO_3 enthielt. In die Röhrchen des Controle-Gestelles kamen Salpeterlösungen von 0.10—0.15 Aeq., in Quantitäten von etwa 4 bis 5 CC. Von einem kräftigen Blatte von Tradescantia discolor wurde nun die Oberhaut der Unterseite gereinigt, und in der Mitte des Mittelnerven mit einem Rasirmesser dreizehn feine Querstriche in Entfernungen von je 1—$1^1/_2$ mm eingeritzt. Die dadurch entstandenen zwölf Abtheilungen wurden nun mit dem Rasirmesser vom unterliegenden Gewebe abgeschnitten, und dienten als Präparate zur Bestimmung der Plasmolyse. Sie kamen der Reihe nach, wie sie dem Blatte entnommen wurden, von unten nach oben in die Röhrchen, und zwar abwechselnd in die Saftmischungen und in die reinen Salpeterlösungen, mit denen der geringsten Concentration anfangend und regelmässig zu den höheren Concentrationen aufsteigend.

Diese Anordnung hat zur Folge, dass in beiden Gestellen die Röhrchen mit niederer Concentration dicht neben einander dem Blatte entnommene Präparate erhalten, und dass dasselbe für die Lösungen mittlerer und höherer Concentration gilt.

Nach zwei Stunden wurden die Präparate mikroskopisch untersucht, und ermittelt, zwischen welchen Lösungen in beiden Gestellen die Grenze der Plasmolyse lag. Die Grenzlösungen waren die folgenden:

Hauptversuch: 1 CC Saft mit 1 CC 0.06 Aeq. KNO_3 keine Plasmolyse.
- 1 CC - - 1 CC 0.08 - - in allen Zellen Plasm.

Controle: 0.11 Aeq. KNO_3 keine Plasmolyse.
- 0.12 - KNO_3 in allen Zellen Plasmolyse.

Als isotonisch sind also anzunehmen der Saft mit 0.07 Aeq. KNO_3 einerseits und andererseits eine 0.115 Aeq. KNO_3-Lösung.

Der auf die Hälfte verdünnte Saft wirkt also ebenso stark wie $0.115 - \frac{1}{2} \times 0.07 = 0.08$ Aeq. KNO_3.

Daraus ergiebt sich für den unverdünnten Saft der Salpeterwerth zu 0.16.

In dieser Weise, und mit den bereits erwähnten Abweichungen für stark saure oder hochconcentrirte Säfte, habe ich nun für eine Reihe von Pflanzen den Salpeterwerth des Saftes ermittelt. Eine Auswahl aus diesen Versuchen enthält die folgende Tabelle, deren Resultat durch die Einschiebung meiner übrigen Versuche nicht wesentlich geändert werden würde.

Die Pflanzentheile sind im jugendlichen, wachsenden Zustand untersucht, ausgewachsene Theile, sowie Anhangsgebilde sind stets vorsichtig entfernt, das Material war also jedesmal ein möglichst gleichartiges. In einigen Versuchen wurden die ganzen Organe, in anderen nur das Mark in die Presse gebracht. Die Tabelle enthält in der dritten Spalte den Gehalt des Saftes an Trockensubstanz; um diesen zu ermitteln wurden je 10 CC des Saftes während 14—16 Stunden bei 100° C. im Platintiegel getrocknet. In der vierten Spalte findet man den nach obiger Methode bestimmten Salpeterwerth. Aus diesem ist in der fünften Spalte die Grösse der Turgorkraft in Atmosphären berechnet, unter der Annahme, dass die Affinität einer Salpeterlösung von 0.1 Aeq. zu Wasser etwa 3 Atmosphären

beträgt. Diese Zahl ist, wie S. 533 bemerkt wurde, nur annäherungsweise bestimmt, und eher zu niedrig als zu hoch gegriffen, und dasselbe gilt also auch von den Zahlen der fünften Spalte. Bei dieser Berechnung ist ferner angenommen, dass ihre Anwendung auf alle die untersuchten Pflanzenarten berechtigt ist, worüber man das S. 483 Gesagte vergleichen wolle.

Salpeterwerthe der ausgepressten Zellsäfte einiger Pflanzentheile im jugendlichen, wachsenden Zustand.

Arten.	Organe.	Trockengewicht des Saftes.	Salpeterwerth des Saftes.	Turgorkraft in Atm.
Gunnera scabra	Blattstiel.	1.7	0.12	3½
Rochea falcata	Blattmark.	2.4	0.13	4
Gunnera scabra	Blattstiel.	1.6	0.16	5
Rumex conglomeratus	Stengelspitze.	3.3	0.175	5½
Rheum hybridum	Blattstiel.	3.2	0.18	5½
Archangelica officinalis	"	3.6	0.18	5½
Solanum tuberosum	Blattspreite.	4.1	0.18	5½
Delphinium azureum	Sprossgipfel.	3.8	0.185	5½
Lappa tomentosa	Blattstiel.	2.9	0.185	5½
Heracleum Sphondylium . . .	"	3.5	0.19	5½
Helianthus tuberosus	Blattspreite.	5.9	0.19	5½
Rheum officinale	Blattstiel.	2.8	0.195	6
Dipsacus fullonum	Stengel.	2.6	0.20	6
Carum Carvi	Schirmstiele.	4.1	0.22	6½
Helianthus tuberosus	Sprossgipfel.	3.8	0.23	7
Rosa hybrida	Blumenblätter.	8.0	0.27	8
Hordeum vulgare	Stengelknoten.	—	0.30	9
Sorbus Aucuparia	Junge Beeren.	9.0	0.30	9

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. Der Gehalt der Zellsäfte wachsender Pflanzentheile an fester Substanz ist im Allgemeinen ein sehr geringer, wie dieses bereits Sachs vor langen Jahren aus der geringen Trockensubstanz des ganzen Markes wachsender Sprosse ableitete.[1])

---

1) Vergl. Sachs: Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., S. 775, und Sachs: Vorträge über Pflanzenphysiologie, II, S. 699.

2. Der Salpeterwerth dieser Säfte schwankt bei den meisten Arten zwischen 0.16 und 0.23, nur in wenigen, besonderen Fällen überschreitet er diese Grenze, und dann meist sehr erheblich.

   Im Mittel berechnet er sich aus der Tabelle zu 0.20.

3. Die Turgorkraft der Zellsäfte wachsender Internodien und Blätter schwankt, nach obigen vorläufigen Berechnungen, meist zwischen 5 und 7 Atmosphären, kann aber bis auf $3^1/_2$ Atmosphären sinken und bis auf 9 steigen. Weitere Untersuchungen werden diese Grenzen ohne Zweifel erweitern.

4. Zwischen Gehalt an fester Substanz und Salpeterwerth besteht kein einfacher Parallelismus, wenn auch im Allgemeinen beide Werthe zusammen steigen und fallen. Wo Chlorkalium, Kalisalpeter oder Oxalsäure im Safte vorwiegen, also Substanzen mit geringem Moleculargewicht, ist der Salpeterwerth in Beziehung zum Trockengewicht oft ein relativ hoher (z. B. Gunnera, Lappa, Rheum); wo dagegen die Glucose vorherrscht (Moleculargewicht 180, isot. Coëff. 2), häufig ein relativ niedriger (z. B. Carum).

5. Endlich muss hervorgehoben werden, dass unsere Zahlen keineswegs specifische Constanten sind, sondern nur Beispiele der häufiger vorkommenden Fälle. Die zwischen ihnen obwaltenden Unterschiede rühren mehr von äusseren Verhältnissen (sonnigem oder feuchtem Standort, Trockenheit oder Regenwetter u. s. w.) ab, als von erblichen Differenzen in den Organen und Arten. Vergl. hierüber S. 560.

Einfluss innerer und äusserer Factoren auf die Turgorkraft. Meine Methode empfiehlt sich zum Studium der Abhängigkeit der Turgorkraft von äusseren und inneren Einflüssen, und es möge deshalb hier einiges über die dabei zu erwartenden Resultate, wenigstens soweit es zur Beseitigung von Fehlerquellen dienen kann, mitgetheilt werden.

Zunächst über die Beziehung der Turgorkraft zu dem Alter der wachsenden Zellen, mit anderen Worten zu dem Wachsthumsstadium, in welchem sie der Analyse unterworfen werden. In den jüngsten Meristemzellen beobachtet man noch keine Va-

cuolen, sie besitzen also keinen eigentlichen Zellsaft, und somit nach unserer Definition keine Turgorkraft. Die Imbibition des Protoplasten mit Wasser liefert hier die ausdehnende Kraft. Bald aber tauchen die Vacuolen, zahlreich aber klein, hervor, und die Zelle fängt an, Turgorkraft im eigentlichen Sinne des Wortes zu schaffen. Während nun die Zellen sich erst nur langsam vergrössern, wird die Concentration des Zellsaftes voraussichtlich rasch zunehmen, und wenn das Maximum der grossen Periode des Wachsthums erreicht ist, ohne Zweifel eine ganz bedeutende Kraft zu liefern im Stande sein.

Während meiner Untersuchungen über die Ursachen der Zellstreckung wurde ich auf die Vermuthung geführt, dass die Grösse der Turgorkraft in der zweiten Periode des Wachsthums, d. h. hinter dem Maximum der grossen Periode, keine wesentlichen oder constanten Aenderungen mehr erleiden würde. Der gleichsinnige Verlauf der Curven für die Turgorausdehnung und für die Dehnbarkeit junger Sprosse bei schwacher Dehnung gab mir dazu die Veranlassung (l. c. S. 120).

Für unsere Methode wäre die Richtigkeit dieser Vermuthung offenbar vom höchsten Interesse. Denn wenn in wachsenden Sprossgipfeln und Blattstielen, mit alleiniger Ausnahme der Endknospe und der jüngsten angrenzenden Partien, die Turgorkraft über die ganze Länge dieselbe ist, so darf man ohne Weiteres Stücke von 8—10 cm zu den Versuchen nehmen, und das Resultat als völlig zuverlässig betrachten. Würde aber die Turgorkraft in solchen Stücken bedeutende Verschiedenheiten zeigen, so würde man offenbar nur Mittelzahlen bestimmen, und es wäre eine äusserst genaue Musterung des Materiales erforderlich, um eine gleiche Betheiligung der Zonen verschiedenen Alters an dem schliesslichen Resultate zu sichern. Solche Mittelzahlen würden nur bedingten Werth haben.

Eine wichtige Stütze erhält unsere Vermuthung durch die im ersten Theil, Abschn. III, § 2, S. 495—511 beschriebenen Versuche. Hier wurde die Concentration von Salpeter- und anderen Lösungen bestimmt, bei der Kreuzstreifen wachsender Sprossgipfel ihre Krümmung weder verstärken noch vermindern, welche also die gleiche Anziehung auf Wasser ausüben wie das wachsende Markgewebe. Die Kreuzstreifen waren 7 cm lang, und erstreckten sich also in den meisten Fällen über den grössten Theil des wachsenden Sprossgipfels. Wäre nun

die Turgorkraft der jüngeren Zonen eine auch nur um 0.02 Aeq. KNO_3 höhere oder geringere als die der älteren Strecken, so müsste sich dieses dadurch verrathen, dass die fragliche Concentration für die älteren Theile eines Kreuzstreifens eine andere war als für die jüngeren Abschnitte desselben Gegenstandes. Dieses war nun in den etwa 80 Versuchen, welche mit zwölf verschiedenen Species angestellt wurden, niemals der Fall, und es darf also als sicher betrachtet werden, dass die Turgorkraft während der zweiten Periode des Wachsthums in solchen Sprossgipfeln wenigstens keine erheblichen Aenderungen erleidet.

Zwei Versuche, welche ich nach unserer jetzigen Methode angestellt habe, bestätigen diese Folgerung. Ich wählte von Rheum officinale und Heracleum Sphondylium Blattstiele in vier resp. drei möglichst verschiedenen Altersstadien, und zwar von Pflanzen, welche auf demselben Beet unter möglichst gleichen äusseren Bedingungen gleich kräftig gewachsen waren. Für jede Art wurde sämmtliches Material an demselben Tage, und zwar Morgens früh, eingesammelt. Die Blattspreiten wurden entfernt und von den Versuchen ausgeschlossen; an den jüngsten Stielen waren sie noch ganz zusammengefaltet, an den ältesten nahezu völlig entfaltet. Neben diesen giebt die Länge und das Gewicht einen Maassstab für das Alter der Stiele ab, und ich habe deshalb diese beiden Grössen in die folgende Tabelle mit aufgenommen. Diese Zahlen sind Mittelzahlen aus den zur Gewinnung jedes einzelnen Saftes genommenen, unter sich möglichst gleichen Stielen, deren auf die jüngeren Stadien selbstverständlich mehr kamen als auf die älteren. Die mit dem Saft zu mischenden Salpeterlösungen differirten nur um 0.01 Aeq. von einander.

Arten.		Alter.	Länge in cm.	Gewicht in Gramm	Trockengew. in %	Salpeterwerth des Saftes.
Rheum officinale	I	sehr jung	12	25.5	3.8	0.21
- -	II	älter	20	66.5	3.3	0.21
- -	III	noch älter	24	80.0	3.3	0.215
- -	IV	nahezu ausgewachsen	32	117.5	3.2	0.215
Heracleum Sphondylium	I	jung	15	8.5	3.1	0.17
- -	II	älter	32	38.0	3.0	0.165
- -	III	nahezu ausgewachsen	45	52.0	3.0	0.165

Während die Stiele sich um das Dreifache strecken, und ihr Gewicht um das 4—6fache zunimmt, bleibt also die Turgorkraft des Zellsaftes so genau dieselbe, wie es unsere Bestimmungen überhaupt nachzuweisen gestatten, denn Differenzen von 0.005 Aeq. Kalisalpeter verdienen keine weitere Beachtung. Zu bemerken ist, dass für die ausgewachsenen Stiele diese Regel nicht gilt; so war die Turgorkraft des Saftes an dem Tage jenes Versuches in einem ausgewachsenen Blattstiel von Heracleum Sphondylium = 0.195 Aeq. KNO_3.

Somit ist es gestattet, die ganze wachsende Strecke eines Organes hinter dem Wachsthumsmaximum zu einer und derselben Bestimmung der Turgorkraft zu verwenden.

An die erwähnten Thatsachen knüpft sich eine wichtige Frage. Wenn sich die besprochene Regel allgemein bestätigt, so kann diese Constanz der Turgorkraft offenbar nicht dem Zufall zugeschrieben werden, sondern muss sie durch die Eigenschaften der lebendigen, wachsenden Gewebe bedingt sein. Es fragt sich nun, wie man sich eine solche Beziehung vorzustellen hat. So lange die wachsenden Organe nicht völlig mit Wasser gesättigt sind, muss sich dieses über ihre einzelnen Theile derart verbreiten, dass es überall wenigstens mit nahezu derselben Kraft festgehalten wird. Es werden demzufolge die wasseranziehenden Kräfte der einzelnen Querzonen eines wachsenden Organes, und vielleicht selbst die verschiedenen wachsenden Theile einer ganzen Pflanze fortwährend das Bestreben haben, etwa vorhandene Differenzen auszugleichen. Und da in wachsenden dehnbaren Geweben die Turgorkraft der ausgepressten Zellsäfte nach S. 544 häufig nur unerheblich von der wasseranziehenden Kraft des ganzen Parenchyms abweicht, so darf man wohl erwarten, dass die beobachtete Gleichheit der Turgorkraft in den verschiedenen Zonen eines wachsenden Organes resp. der wachsenden Organe derselben Pflanze in den erörterten Umständen der Hauptsache nach ihre Erklärung finden wird. Weitere Untersuchungen werden hier ohne Zweifel wichtige Resultate ergeben.

Aeussere Umstände beeinflussen die Grösse der Turgorkraft in wesentlicher Weise, wie leicht aus einer einfachen Ueberlegung hervorgeht. Alles, was die Wasseraufnahme und rasche Volumzunahme der Zellen fördert, wird selbstverständlich durch Verdünnung des Zellsaftes die Turgorkraft herabzusetzen streben, und falls die

Production osmotischer Stoffe damit nicht gleichen Schritt halten kann, auch thatsächlich vermindern. Dementsprechend fand ich bei dunklem feuchtem Wetter, und nach regnerischen Tagen, die Turgorkraft merklich geringer, als sie in den gleichnamigen Organen derselben Pflanze nach warmen sonnigen Sommertagen war. Vielfache Erfahrungen hierüber machte ich während der Bestimmungen isotonischer Coëfficienten nach der Methode der Gewebespannung, indem der Einfluss des Wetters hier trotz des zweistündigen Aufenthaltes der Sprosse in Wasser stets deutlich ausgesprochen war (S. 493). Auf einem Beete von Helianthus tuberosus sammelte ich ferner nach trockenen Tagen junge Sprossgipfel ein, und bestimmte die Turgorkraft des ausgepressten Saftes zu 0.23. Nun liess ich das Beet während einer Woche täglich begiessen, und demzufolge war bei neu eingesammeltem, sonst möglichst gleichem Material, jener Werth auf 0.18 herabgesunken. Auch bei anderen Pflanzen wechselte jene Grösse je nach dem Wetter.

Rasche Streckung ist also in diesen Fällen mit geringer Turgorkraft, träges Wachsthum mit viel grösserer Affinität des Zellsaftes zu Wasser verbunden. Im ersteren Falle werden die Säfte offenbar durch die Zunahme des Volumens rach verdünnt und hält die Production osmotischer Stoffe mit dieser Zunahme nicht gleichen Schritt; bei trägem Wachsthum findet das Umgekehrte statt.

In Uebereinstimmung mit diesen Erfahrungen steht die Thatsache, dass etiolirte Pflanzen häufig eine viel geringere Turgorkraft aufweisen, als die gleichnamigen grünen Organe. So fand ich z. B. diese Kraft für den Saft der jungen Sprossgipfel von etiolirten Keimpflanzen von Pisum sativum und Phaseolus multiflorus zu 0.17 resp. 0.16, während sie für die entsprechenden im Licht gewachsenen Theile grösser war als 0.23.[1])

Anhang. Ueber die Saugkraft transpirirender Blätter. Unter den vielen Anwendungen, deren die in diesem Paragraphen mitgetheilten Methoden und Erfahrungen fähig sind, möchte ich zum Schlusse Eine als Beispiel hervorheben. Es handelt sich um die

1) Hiermit erweist sich die früher (Bot. Ztg. 1879, S. 852) von mir vermuthete Beziehung der Pflanzensäuren zu den Erscheinungen des Etiolements als unrichtig, da die Ueberverlängerung nach Obigem nicht einer vermehrten Production von Turgorkraft zugeschrieben werden kann.

Kraft, mit der die Blätter während der Verdunstung Wasser aus den Zweigen an sich ziehen. Diese lässt sich nach der S. 543—544 beschriebenen Methode bestimmen. Man braucht dazu nur die Concentration derjenigen Salpeterlösung zu ermitteln, in welcher die betreffenden Blätter weder Zu- noch Abnahme ihrer Grösse zeigen. Während diese Kraft in völlig mit Wasser gesättigten Blättern selbstverständlich Null ist, kann sie, wenn bei der Verdunstung die Zellsäfte concentrirter und die Zellhäute weniger gespannt werden, leicht zu einer Grösse von mehreren Atmosphären heranwachsen. Es ergiebt sich dieses aus einer kritischen Betrachtung der auf S. 556 mitgetheilten Tabelle. Dass sie in diesem Falle nicht mittelst eines Manometers gemessen werden kann, wie von älteren Forschern bisweilen versucht wurde, bedarf keiner weiteren Ausführung.[1]) Wie auffallende Resultate die Anwendung der plasmolytischen Methode auf Blätter verspricht, lehrte Wiesner in seinen ausführlichen „Studien über das Welken von Blüthen und Laubsprossen“[2]), welche Schrift über die ungleiche Saugkraft verschiedener Organe eine Reihe interessanter Beobachtungen enthält.

Für die Beurtheilung der Wasserbewegung in hohen Bäumen ist es wichtig, zu wissen, dass die Saugkraft der Blätter ohne Zweifel im Stande ist, das Wasser in den Holzwänden weit über Barometerhöhe emporzuheben. Genaue Bestimmungen der Grösse dieser Saugkraft versprechen in manchen Richtungen wichtige Resultate.

Abschnitt II.

Beschreibung der Methode zur Analyse der Turgorkraft.

Die Analyse der Turgorkraft soll den Antheil anzeigen, den die einzelnen im Zellsaft gelösten Stoffe an dieser Kraft haben, sie soll uns mit anderen Worten lehren, wie die ganze Turgorkraft des Zell-

1) Eine kritische Behandlung der einschlägigen Litteratur findet sich in Höhnel's bahnbrechender Arbeit „Ueber den negativen Druck der Gefässluft“ 1876, S. 1—10. Vergleiche auch dessen Beiträge zur Kenntniss der Luft und Saftbewegungen in der Pflanze in Pringsh. Jahrb. Bd. XII, S. 47.

2) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 86, Nov. 1882, S. 220.

saftes aus ihren einzelnen Factoren zusammengesetzt ist. Um eine solche Analyse ausführen zu können, sind aber, wie bereits in der Einleitung (S. 540) hervorgehoben, die folgenden Daten unerlässlich:

1. Die gesammte Turgorkraft des Zellsaftes.
2. Die quantitative chemische Analyse des Zellsaftes.
3. Die isotonischen Coëfficienten der im Zellsaft gelösten Stoffe.

Die letztere Bedingung ist durch die Ergebnisse des ersten Theiles dieses Aufsatzes erfüllt; die Turgorkraft und die chemische Zusammensetzung des Zellsaftes müssen selbstverständlich für jeden einzelnen Fall ermittelt werden. Die Methode zur Messung der ersteren Grösse wurde im vorhergehenden Abschnitt beschrieben; die chemische Analyse wird nach bekannten Methoden ausgeführt. An dieser Stelle haben wir also nur anzugeben, in welcher Weise aus jenen als gegeben zu betrachtenden Grössen die Zusammensetzung der Turgorkraft aus ihren Factoren berechnet wird.

Diese Berechnung ist eine höchst einfache, und besteht aus folgenden beiden Theilen:

1. Die Berechnung der absoluten Grösse der von jeder einzelnen Verbindung gelieferten Turgorkraft, mit anderen Worten: die Berechnung des Salpeterwerthes.
2. Die Umrechnung dieser Zahlen in Procente der gesammten Turgorkraft.

Die absolute Grösse der von jeder Substanz gelieferten Anziehung zu Wasser wird aber offenbar bestimmt durch das Product aus dem Gehalt des Zellsaftes an jener Substanz und deren isotonischem Coëfficienten. Hat die chemische Analyse jenen Gehalt direct nach Molecülen gegeben, so sind die auf S. 512 namhaft gemachten isotonischen Coëfficienten anzuwenden; ist die chemische Zusammensetzung aber in Gewichtsprocenten des Saftes berechnet, so benutzt man die in der Tabelle S. 537 berechneten Salpeterwerthe für einprocentige Lösungen.

Aus mehrfachen Gründen empfehlen sich bei diesen Berechnungen die Salpeterwerthe sehr (vergl. Einleitung des I. Theils, S. 430). Sie sind rein empirische Zahlen, und weisen für jede Flüssigkeit, auch wenn deren Zusammensetzung eine äusserst gemischte, oder gar völlig unbekannte ist, in einfacher Weise die Affinität zu Wasser an, indem sie aussagen, dass diese der Affinität einer

Salpeterlösung von dem angegebenen Aequivalentgehalt gleich ist. Die Benutzung der Salpeterwerthe hat ferner den Vortheil, die Vorstellung bei den Berechnungen der Analysen der Turgorkraft wesentlich zu erleichtern, indem es sich ja immer nur darum handelt, jede im Zellsaft gelöste Verbindung in Gedanken durch diejenige Menge Salpeters zu ersetzen, welche dieselbe Anziehung zu Wasser ausübt. Es wird dadurch z. B. die Vorstellung, wie die Turgorkräfte verschiedenartiger Stoffe zu einander addirt werden können, eine sehr bequeme.

Vorzüge der titrimetrischen Analyse. Bei der chemischen Analyse der Zellsäfte zum Zwecke der Analyse der Turgorkraft verdient die Anwendung der volumetrischen Analyse, also speciell der Titrirmethode in mehreren Beziehungen den Vorzug vor der Gewichtsanalyse.

Ueber ihre chemischen Vorzüge, ihre bequemere und raschere Ausführung werde ich mich nicht verbreiten, sondern nur zwei Punkte hervorheben, welche sich speciell auf die Analyse der Turgorkraft beziehen.

Nach der Titrirmethode misst man die Körper nach Aequivalenten, welche entweder je einem Molecüle gleich sind, oder deren je zwei oder drei auf ein Molecül kommen.

Man braucht diese Resultate also nur mit dem isotonischen Coëfficienten der betreffenden Substanz (2, 3, 4 oder 5) zu multipliciren und durch den entsprechenden Werth des Salpeters (3) zu dividiren, um die absolute Grösse der Turgorkraft der betreffenden Verbindungen zu kennen. Die Rechnung ist eine äusserst einfache und genaue, während die Anwendung der Salpeterwerthe nach Gewichtsprocenten (vergl. die Tabelle auf S. 537) eine viel complicirtere Rechnung bedingt.

Dazu kommt, dass die Umrechnung der an der Bürette abgelesenen Zahlen in Gewichtsprocente für die Analyse der Turgorkraft gar nicht nöthig ist, da man diese Zahlen ohne Weiteres mit einem bestimmten Factor multiplicirt, um sie in Salpeterwerthe umzuwandeln. Diese Factoren sind so einfache Zahlen, dass man fast sagen kann, dass man den Salpeterwerth eines Zellsaftbestandtheiles direct an der Bürette abliest.

Obgleich Jeder diese Factoren leicht aus den isotonischen Coëffi-

cienten ableiten kann, kommt es mir doch zweckmässig vor, die wichtigsten und namentlich die zur Berechnung meiner Beispiele benutzten, hier in eine kleine Tabelle zusammen zu stellen. Ich nehme dabei an, dass jede Bestimmung in 10 CC des Saftes vorgenommen, oder doch auf diese Quantität umgerechnet sei, und es fragt sich nun, mit welchem Factor man die an der Bürette abgelesene Anzahl Cubikcentimeter der zehntelnormalen Titrirflüssigkeit multipliciren muss, um ohne Weiteres den Salpeterwerth des ausgemessenen Körpers zu finden.

Ein Beispiel gehe der Tabelle voraus. Es enthalte ein Saft freie Oxalsäure, und zwar so viel, dass 10 CC des Saftes durch a CC einer zehntelnormalen Kalilösung neutralisirt werden. 10 CC dieser Kalilösung würden einen Gehalt von genau 0.1 Aeq. Oxalsäure anzeigen, a CC also $\frac{a}{10} \times 0.1$ Aeq. Nun ist 1 Molec. $\bar{o}$[1] = 2 Aeq. $\bar{o}$, und isotonisch mit $\frac{2}{3}$ Molecül (= Aequivalent) Kalisalpeter. 0.1 Aeq. $\bar{o}$ ist also isotonisch mit $0.1 \times \frac{1}{3}$ Aeq. KNO_3. a CC weisen also einen Salpeterwerth der vorhandenen Oxalsäure von $\frac{a}{10} \times 0.1 \times \frac{1}{3} = \frac{a}{300}$ Aeq. KNO_3 an.

Die zur Neutralisation der Oxalsäure in 10 CC Saft erforderliche Anzahl CC der zehntelnormalen Titrirflüssigkeit, hat man also mit $\frac{1}{300}$ zu multipliciren, um den Salpeterwerth der vorhandenen Säure zu erfahren.

Für die wichtigsten Bestandtheile der meisten Zellsäfte sind nun diese Factoren die folgenden:

Stoffe.	Factoren z. Berechn. d. Salpeterwerthe.
Oxalsäure, Aepfelsäure, Weinsäure	$\frac{1}{300}$
Neutrale Calcium- und Magnesiumsalze dieser Säuren .	$\frac{1}{300}$
Neutrale Kalisalze dieser Säuren	$\frac{1}{150}$

1) $\bar{O}$ = Oxalsäure.

Stoffe.	Factoren z. Berechn. d. Salpeterwerthe.
Citronensäure	$\frac{1}{450}$
Neutrales citronensaures Calcium oder Magnesium . .	$\frac{1}{450}$
Neutrales citronensaures Kalium	$\frac{1}{180}$
Kalium, unabhängig von der Art der Bindung . . .	$\frac{1}{300}$
Calcium und Magnesium unabh. v. d. Art d. Bindung .	0
Chlornatrium, Chlorkalium, Kalisalpeter	$\frac{1}{100}$
Phosphorsaures Kalium (K_2 HPO_4)	$\frac{1}{75}$
Glucose pro 1 CC Fehling'scher Lösung	1.85[1])

Mittelst dieser Factoren habe ich stets meine Analysen berechnet; will man nicht nach Salpeterwerthen, sondern direct nach isotonischen Coëfficienten arbeiten, so erhalten die Factoren selbstverständlich die dreifachen Werthe, und werden dadurch noch viel einfacher. Für die zweibasischen Säuren, deren Erdalkalisalze und für das an Säuren gebundene Kalium liest man dann factisch an der Bürette die Affinität zu Wasser ab; man braucht ja nur das Komma zwei Stellen zu verschieben. Doch ist diese Methode der Berechnung, wie bereits hervorgehoben, nicht zu empfehlen.

Für das an Säuren gebundene Kalium habe ich einen besonderen Factor angeführt. Thatsächlich berechne ich in meinen Analysen nicht den Salpeterwerth der pflanzensauren Kalisalze, sondern getrennt den der Säure und den des Metalls. Es ist dieses nach dem dritten Gesetze der isotonischen Coëfficienten gestattet, da der partielle isotonische Coëfficient der Säuren und der Metalle in den Salzen von der Art der Bindung, d. h. von der Natur des Salzes unabhängig ist. Für die organischen Säuren ist er im freien Zustande derselbe wie im gebundenen. Man kann also die gesammte, theils

1) Die abweichende Form dieser Zahl rührt davon her, dass die Fehling'sche Lösung, wie bekannt, den Gehalt an Glucose in Grammen und nicht nach Molecülen anweist.

gebundene, theils freie Säure in den Analysen als Eine Grösse mit dem Salpeterwerth der freien Säure aufführen. Und da die Analysen nicht auszuweisen im Stande sind, in welchem Verhältnisse die verschiedenen Basen mit den vorhandenen Säuren zu sauren und zu neutralen Salzen verbunden sind, so ist es weit einfacher und dem chemischen Befunde entsprechender, einerseits die gesammte Säure, und andererseits die Basen für sich zu berechnen.

Abkürzung der chemischen Analyse. Den wichtigsten Vorzug der Titrirmethode bei der Analyse der Turgorkraft bildet aber die dadurch erlaubte Abkürzung der chemischen Analyse. Darunter verstehe ich das Verfahren, verwandte Körper nicht von einander zu trennen, sondern nur als Gruppe zu bestimmen. Es ist dieses überall da erlaubt, wo die Verbindungen die gleiche Anzahl Aequivalente pro Molecül und ferner denselben isotonischen Coëfficienten besitzen, und wo nicht die speciellen Zwecke der Analyse eine Trennung fordern.

Solche Gruppen auszumessen, ist nun gerade bei der Titrirmethode äusserst leicht, während die Trennung ihrer einzelnen Glieder fast stets eines viel umständlicheren Verfahrens bedarf. So lässt sich z. B. die freie Säure sehr bequem ausmessen, während die getrennte Bestimmung der Aepfelsäure und der Weinsäure eine viel beschwerlichere Operation ist.

Für die Berechnung der Turgorkraft-Analyse ist es nun aber durchaus gleichgültig, ob die in einem Pflanzensafte vorhandene Säure Aepfelsäure oder Weinsäure oder gar ein Gemenge beider nach unbekanntem Verhältnisse ist. Denn der isotonische Coëfficient beider Säuren ist derselbe (2) und beide enthalten im Molecül zwei Aequivalente. Dementsprechend weisen beide in obiger Tabelle auch denselben Factor zur Berechnung auf. Dasselbe gilt für die Oxalsäure.

Ebenso gleichgültig ist es für die Berechnung, ob Kalium allein vorhanden oder zu einem unbekannten Theile von Natrium ersetzt ist. Gleichgültig ist ferner das Verhältniss zwischen Calcium und Magnesium, denn beide nehmen gar keinen Antheil an der Turgorkraft. Gleichgültig ist auch die Natur des reducirenden Zuckers, wenn er nur der Formel $C_6 H_{12} O_6$ entspricht, oder mit der Glucose ein gleiches Reductionsvermögen besitzt.

Die Messung der Gruppen nach Molecülen resp. Aequivalenten reicht also für die Analyse der Turgorkraft im Allgemeinen aus; die Trennung der Glieder innerhalb der einzelnen Gruppen wird nur bei der Behandlung specieller Fragen geboten sein. Es ist nun der Titrirmethode eigen, die gesammte Aequivalentzahl jeder einzelnen Gruppe leicht und bequem zu messen, während man aus dem nach der Gewichtsmethode bestimmten Werthe für eine solche Gruppe wegen des ungleichen Molecular-Gewichts der einzelnen Bestandtheile noch gar nicht auf die Anzahl der darin vorhandenen Grammmolecüle schliessen darf.

Einige Beispiele von Analysen der Turgorkraft. Um die Einsicht in die obigen methodologischen Erörterungen zu erleichtern und zu vervollständigen, werde ich jetzt an einigen willkürlichen Beispielen zeigen, wie solche Analysen auszuführen und zu berechnen sind, und welche Resultate man im Allgemeinen von ihnen erwarten darf. Einige Bemerkungen über die Bereitung des Saftes und die von mir gewählten chemischen Verfahrungsweisen schicke ich der besonderen Besprechung der einzelnen Versuche voraus.

Die Gewinnung des Saftes geschah in der im vorigen Abschnitt S. 545 ff. beschriebenen Weise; in den meisten Versuchen wurden die Pflanzentheile im frischen Zustand unter die Presse gebracht, in Versuch III und VI vorher im Wasserbade nach S. 545 getödtet. Besondere Versuche lehrten mich, wie bereits hervorgehoben, dass es auf die Zusammensetzung des erhaltenenen Saftes keinen merklichen Einfluss hat, ob man den einen oder den anderen Weg einschlägt. Auch lehrten Vorversuche, dass es gestattet ist, die ganze zweite Periode des Wachsthums in Einer Analyse zu behandeln, da während dieser Periode der procentische Gehalt des Saftes an den meisten Inhaltstoffen sich nicht wesentlich änderte. Wo möglich habe ich das Mark von der Rinde getrennt und allein untersucht; in den Fällen, wo ich aber beide getrennt analysirte, zeigte sich in allen wesentlichen Punkten Uebereinstimmung zwischen der Zusammensetzung der beiden so erhaltenen Säfte.

Für die befolgten titrimetrischen Methoden verweise ich auf

Mohr's Titrirbuch[1]), dessen Vorschriften ich fast immer genau gefolgt bin. Als Grundlage meiner Titrirflüssigkeiten diente mir Oxalsäure, welche ich durch Umkrystallisiren von Kalium völlig befreit hatte und zu einer zehntelnormalen Lösung auflöste. Hierauf wurden die übrigen Titrirflüssigkeiten gestellt. Im Einzelnen wählte ich folgende Wege.

Als Acidität bezeichne ich die Anzahl CC einer zehntelnormalen Kalilösung, welche zur Neutralisation von 10 CC eines Pflanzensaftes erforderlich sind. Als Indicator wandte ich stets Curcumapapier an: die gepulverte Curcumawurzel extrahirte ich mit Aether, um die wasserlöslichen Bestandtheile auszuschliessen, und mit der ätherischen Lösung färbte ich das Filtrirpapier. Obgleich das Curcumapapier eine Tüpfelanalyse erfordert, giebt es doch die schärfsten Resultate; Lackmuss und Phenolphtaleïn geben in den meisten Säften wachsender Pflanzentheile beim Eintröpfeln der Kalilösung einen äusserst langsamen Farbenübergang, sind also zur Ermittelung geringer Mengen von freien Säuren in diesen Säften unbrauchbar.

Die Bestimmung der pflanzensauren Salze geschah nach der Vorschrift Famintzin's, in dessen ausgezeichneter kleiner Abhandlung über das Reifen der Trauben, durch Titriren der kohlensauren Alkalien und der kohlensauren Salze der alkalischen Erden in der Asche. Ich verfuhr dabei folgendermaassen: 10 CC des Saftes wurden im Platintiegel getrocknet, gewogen, vorsichtig eingeäschert und wieder gewogen. Die Asche wurde mit heissem destillirtem Wasser ausgelaugt, und durch ein kleines Filter wurde der Auszug vom ungelösten Theile getrennt. Dem mit den Waschwässern vereinigten Auszuge fügte ich eine bestimmte Anzahl CC einer zehntelnormalen Säure zu, entfernte die Kohlensäure durch Erwärmen und titrirte mit Kalilösung und Phenolphtaleïn zurück. Ist der Neutralisationspunkt erreicht, und nimmt die jetzt durch einen Tropfen Säure entfärbte Flüssigkeit bei anhaltendem Kochen nicht wieder eine violette Färbung an, so war die Kohlensäure völlig vertrieben, sonst sind noch einige weitere Tropfen Säure als Correction zuzusetzen, bis dieser

1) Fr. Mohr: Lehrbuch der chemisch-analytischen Titrirmethode, 5. Aufl., 1878.

2) A. Famintzin: Untersuchungen über das Reifen der Trauben. Vergleiche auch das Referat in der Bot. Ztg. 1860, S. 234.

Zustand eintritt. Den in Wasser unlöslichen Theil der Asche habe ich vom durchstochenen Filter in eine Porcellanschale abgespritzt, Tiegel und Filter mit Salzsäure von 1 Aeq. ausgewaschen und diese Flüssigkeit in die erwähnte Schale gebracht. Als die kohlensauren Salze gelöst waren, wurde die überschüssige Salzsäure im Wasserbad entfernt, und die Chloride mit zehntelnormaler Silberlösung und Kaliumchromat ausgemessen. Stets wurde vorher constatirt, dass alle freie Säure vertrieben war, widrigenfalls eine entsprechende Correction angebracht wurde. Da die Chloride und löslichen Phosphate der Asche in den wässerigen Auszug übergegangen, und die kohlensauren Salze des Calciums und des Magnesiums durch die Salzsäure in die entsprechenden Chlormetalle verwandelt sind, weist die Titrirflüssigkeit ohne Weiteres den Gehalt an Calcium und Magnesium an, der im Saft an Pflanzensäuren gebunden war.

Die Methode Famintzin's lässt nur dann mit Sicherheit auf den Gehalt an pflanzensauren Salzen schliessen, wenn Nitrate (und Nitrite) in merklicher Menge nicht vorhanden sind. Ich habe mich also stets überzeugt, dass solches der Fall war; Säfte, welche Nitrate enthielten, wurden entweder von den Analysen ausgeschlossen, oder gerade zur Bestimmung der Turgorkraft der Nitrate gebraucht, und dann in anderer Weise behandelt. Eine bequeme und sichere Methode, sich über den etwaigen Gehalt eines Pflanzentheils an Nitraten ein Urtheil zu bilden, verdanken wir Molisch,[1]) der die von Wagner[2]) und Anderen ausgebildete Ermittelung mittelst Diphenylamin in die botanische mikrochemische Analyse einführte. Ich habe nun stets nach Molisch Querschnitte und eingetrocknete Tropfen des Saftes mit diesem Reagenz geprüft, und falls ich eine Blaufärbung erhielt, den Saft nach Wagner's Vorschrift stufenweise verdünnt und untersucht, bei welcher Verdünnung noch die letzte Spur einer Reaction eintritt. Daraus liess sich dann der Gehalt an Nitraten wenigstens so genau berechnen, als nöthig war um zu entscheiden, ob er vernachlässigt werden durfte oder nicht.

---

1) H. Molisch: Ueber den michrochemischen Nachweis von Nitraten und Nitriten in der Pflanze. Berichte der deutsch. Botan. Gesellschaft 1883, S. 150.

2) A. Wagner: Erkennung und Bestimmung der Nitrate im Brunnenwasser. Fresenius' Zeitschrift für Chemie, Jahrg. 20, S. 329.

Kaliphosphat bestimmte ich im wässerigen Auszug der Asche, nachdem die kohlensauren Salze entfernt und gemessen waren, wie folgt. In der auf Phenolphtalein neutral reagirenden Flüssigkeit ist das Phosphat als zweibasisches Salz vorhanden ($K_2 HPO_4$). Fügt man einige CC Kalilösung und etwas Chlorbarym zu und kocht, so fällt die gesammte Phosphorsäure, in der alkalischen Flüssigkeit, als dreibasisches Salz ($Ba_3 P_2 O_8$) aus. Titrirt man jetzt mit Säure zurück, so bedarf es zur Erreichung des Neutralisationspunktes offenbar genau um so viel CC weniger Säure, wie CC Kalilösung zugesetzt waren, als dem freien Aequivalente des gefällten $K_2 HPO_4$ entspricht. Man hat also diese Differenz mit drei zu multipliciren, um die Phosphorsäure in Aequivalenten anzuweisen; ohne diese letztere Operation giebt die gefundene Zahl das $K_2 HPO_4$ direct nach Grammmolecülen.

Chlornatrium und Chlorkalium bestimmte ich mittelst Silberlösung in dem wässerigen Auszug einer speciell für diese Bestimmung sehr schwach geglühten Asche von 10 CC des Saftes. Nur bei Abwesenheit löslicher Phosphate giebt diese Messung scharfe und richtige Resultate.

Glucose wurde mit Fehling'scher Lösung gemessen. Ich nahm in der Regel 10 CC dieser Lösung, verdünnte sie mit Wasser und erhitzte bis zum Kochen. Nun tröpfelte ich 2 CC des Saftes unter Umrühren ein, und titrirte ferner mit einer Invertzuckerlösung von bekanntem Gehalt zurück. Dieses Verfahren hat den Vortheil, dass die Endreaction bei sämmtlichen Bestimmungen dieselbe ist und stets hinreichende Schärfe besitzt.

Ueber die Natur der Pflanzensäuren sei ferner folgendes bemerkt. Citronensäure konnte ich in den analysirten Säften, auch wenn solche vorher nicht erwärmt waren, nicht nachweisen. Oxalsäure suchte ich in bekannter Weise mittelst Chlorcalcium, Aepfelsäure durch Vermischen der Chlorcalciumhaltigen, von etwaigem Niederschlage abfiltrirten Flüssigkeit mit dem doppelten Volum Alkohol. Entstand dabei ein Niederschlag, so nahm ich die Anwesenheit von Aepfelsäure an. Bisweilen war auch Weinsäure anwesend, doch braucht man darauf, wie erwähnt, keine Rücksicht zu nehmen, ebenso wenig wie auf das mögliche Vorkommen anderer zweibasischer

Säuren. Nur wenn einbasische organische Säuren in erheblichen Mengen vorkämen, wäre ein Fehler in der Berechnung zu befürchten.

Zur Erklärung der Tabellen sei Folgendes bemerkt. In der ersten Spalte sind die Namen der gemessenen Bestandtheile aufgeführt. Es weist hier Acidität den ungesättigten Theil der Säure an; „Organische Kalksalze“ den Gehalt der Asche an kohlensauren Kalk- und Magnesiumsalzen; „Kalium der organischen Salze“ den Gehalt der Asche an kohlensaurem Kalium; die beiden letzteren Grössen sind dem Gehalt des Saftes an den entsprechenden pflanzensauren Salzen gleich zu stellen. Kalk und Magnesium wurden nicht getrennt ermittelt; ihr Antheil an der Turgorkraft ist ohnehin Null. Die Summe dieser drei Zahlen ist dann als „Summe der organischen Säure aufgeführt. Wie bereits früher erwähnt, gebe ich den Salpeterwerth und den Antheil an der Turgorkraft getrennt für das Kalium und für die gesammte Säure. Die zweite Spalte enthält die an der Bürette abgelesenen Anzahlen CC für je 10 CC Saft; die dritte den daraus berechneten Gehalt des Saftes an den betreffenden Stoffen in Gewichtsprocenten. In der vierten ist aus den Zahlen der zweiten, mittelst der S. 565 gegebenen Factoren, der absolute Salpeterwerth, und daraus endlich in der letzten Spalte der procentische Antheil an der Turgorkraft berechnet. Die Summe dieser Antheile ist in keinem Versuche = 100, da selbstverständlich die chemische Analyse eines Saftes nie alle Bestandtheile aufweist.

I. Heracleum Sphondylium.

Isolirtes Mark eines nahezu ausgewachsenen Blattstieles; das Mark enthielt einzelne zerstreute Gefässbündel und wurde im lebensfrischen Zustande unter die Presse gebracht. Der Saft wurde in einer geschlossenen Flasche durch Erwärmen coagulirt und nach dem Erkalten filtrirt.

Die organische Säure ist vorwiegend Aepfelsäure.

Der Salpeterwerth des Saftes ist 0.22.

Der Antheil der wichtigsten Bestandtheile des Saftes an dieser Kraft war der folgende:

Bestandtheile des Saftes.	CC Titrirflüssigk. pro 10 CC Saft.	Gehalt in Gewichtsprocenten.	Salpeterwerthe.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	0.2			
Organische Kalksalze	2.0			
Kalium der organischen Salze . .	3.9	0.15	0.013	5.9
Summe der Aepfelsäure	6.1	0.41	0.020	9.1
Glucose	82.0	4.1	0.152	69.1
Chlornatrium	1.4	0.08	0.014	6.4
Summe . . .		4.74	0.199	90.5

II. Gunnera scabra.

Isolirtes Mark zweier nahezu ausgewachsener Blattstiele. Mark von einzelnen Gefässbündeln durchzogen, im lebensfrischen Zustande gepresst; der Saft ohne vorheriges Erwärmen filtrirt.

Die organische Säure ist vorwiegend Aepfelsäure. Aus dem eintrocknenden Safte krystallisirte das Chlorkalium in schönen Krystallen heraus.

Der Salpeterwerth des Saftes war für den jüngsten der beiden Stiele (A) 0.12, für den älteren (B) 0.16.

Die Analyse ergab folgende Resultate:

A. Jüngerer Blattstiel.

Bestandtheile.	CC Titrirflüssigk. pro 10 CC Saft.	Gehalt in Gewichtsprocenten.	Salpeterwerth.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	4.2			
Organische Kalksalze	1.4			
Kalium der organischen Salze . .	1.3	0.05	0.004	3.3
Summe der Aepfelsäure	6.9	0.46	0.023	19.2
Glucose	14.0	0.7	0.026	21.7
Chlorkalium	6.2	0.46	0.062	51.7
Summe . . .		1.67	0.115	95.9

B. Aelterer Blattstiel.

Bestandtheile.	CC Titrirflüssigk. pro 10 CC Saft.	Gehalt in Gewichtsprocenten.	Salpeterwerthe.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	4.2			
Organische Kalksalze	3.0			
Kalium der organischen Salze . .	1.1	0.04	0.004	2.5
Summe der Aepfelsäure	8.3	0.56	0.028	17.5
Glucose	11.2	0.56	0.021	13.1
Chlorkalium	9.0	0.67	0.090	56.2
Kaliphosphat	0.2	0.01	0.003	1.9
Summe . . .		1.84	0.146	91.2

III. Rheum officinale.

Junge, noch weiche, wachsende Internodien von Stengeln, welche bereits 1 m hoch gewachsen waren, deren Inflorescenzen aber noch durch die Scheidenblätter umschlossen waren, wurden nach vorheriger Tödtung gepresst und der Saft filtrirt.

Die organische Säure war vorwiegend Oxalsäure.

Der Salpeterwerth des Saftes war 0.20.

Die Analyse der Turgorkraft ergab:

Bestandtheile.	CC Titrirflüssigk. pro 10 CC Saft.	Gehalt in Gewichtsprocenten.	Salpeterwerth.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	13.2			
Organische Kalksalze	2.2			
Kalium der organischen Salze . .	3.6	0.14	0.012	6.0
Summe der Oxalsäure	19.0	0.85	0.063	31.5
Glucose	46.0	2.3	0.085	42.5
Kaliphosphat	0.9	0.05	0.012	6.0
Summe . . .		3.34	0.172	86.0

IV. Rheum hybridum.

Mark von zwei nahezu ausgewachsenen Blattstielen, nach Entfernung der äusseren gefässbündelreichen Rinde. Im Mark verliefen noch einzelne zerstreute Bündel. Das Mark kam lebendig in die Presse, der Saft wurde vor der Analyse nicht erwärmt, sondern sogleich filtrirt. Er war farblos und klar.

Die organische Säure war wohl fast ausschliesslich Oxalsäure.

Der Salpeterwerth des Saftes war 0.22.

Die Analyse der Turgorkraft ergab:

Bestandtheile des Saftes.	CC Titrirflüssigk. pro 10 CC Saft.	Gehalt in Gewichtsprocenten.	Salpeterwerth.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	31.6			
Organische Kalksalze	1.7			
Kalium der organischen Salze . .	3.9	0.15	0.013	5.9
Summe der Oxalsäure	37.2	1.67	0.124	56.4
Glucose	28.0	1.4	0.052	23.6
Kaliphosphat	0.5	0.03	0.007	3.2
Summe . . .		2.25	0.196	89.1

V. Rochea falcata.

Das Mark nahezu ausgewachsener Blätter dieser zu den Crassulaceen gehörenden Fettpflanze wurde vom umhüllenden Chlorophyllgewebe getrennt und lebendig gepresst; der Saft konnte ohne vorheriges Erwärmen filtrirt werden. Die Pflanzen waren im Gewächshaus in Töpfen erzogen, die Blätter Nachmittags um zwei Uhr eingesammelt.

Die organische Säure war Aepfelsäure.

Der Salpeterwerth des Saftes war 0.13.

Die Analyse ergab:

Bestandtheile.	CC Titrir-flüssigk. pro 10 CC Saft.	Gehalt in Gewichts-procenten.	Salpeter-werth.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	4.6			
Organische Kalksalze	10.7			
Kalium der organischen Salze . .	1.2	0.05	0.004	3.1
Summe der Aepfelsäure	16.5	1.11	0.055	42.3
Glucose	16.0	0.8	0.030	23.1
Chlornatrium	1.5	0.09	0.015	11.5
Summe . . .		1.95	0.104	82.0

VI. Rosa f. hybrida.

Blumenblätter von Blumen der gefüllten Stammrose, welche sich soeben eröffnet hatten, wurden in geschlossener Flasche im Wasserbade getödtet und lieferten nach Erkaltung einen dunkelrothen, sehr zuckerreichen Saft. In diesem konnte die organische Säure qualitativ nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, war aber allem Anscheine nach Aepfelsäure, und wurde als solche in Rechnung gebracht.

Der Salpeterwerth des Saftes war 0.27.

Die Analyse ergab:

Bestandtheile des Saftes.	CC Titrir-flüssigk. pro 10 CC. Saft.	Gehalt in Gewichts-procenten.	Salpeter-werth.	Procent-Antheil an d. Turgorkraft.
Acidität	2.4			
Organische Kalksalze	0.8			
Kalium der organischen Salze . .	3.6	0.14	0.012	4.4
Summe der organischen Säure .	6.8	0.46	0.023	8.5
Glucose	118.0	5.9	0.218	80.7
Summe . . .		6.5	0.253	93.6

Abschnitt III.

Ueber den Antheil der wichtigsten Bestandtheile des Zellsaftes an der Turgorkraft.

Die im vorigen Abschnitte mitgetheilten Analysen der Turgorkraft, sowie eine Reihe weiterer Analysen, welche ich zur Prüfung und Ausbildung meiner Methode angestellt habe, gestatten einige allgemeine Folgerungen über den Antheil der wichtigsten und allgemeinsten Bestandtheile des Saftes wachsender Zellen an der Turgorkraft, welche ich als eine weitere Empfehlung meiner Methode hier einschalten möchte. Die Ergebnisse sind, der Natur der Sache gemäss, rein statistische; eine Lösung bestimmter physiologischer Probleme soll hier nicht versucht werden. Aber gerade eine solche statistische Kenntniss muss der Anwendung der Methode auf specielle Fälle vorangehen, indem sie eine Einsicht in die allgemeinen Verhältnisse giebt.

In den sieben Analysen des vorigen Abschnittes fällt es sogleich auf, dass stets entweder mehr als die Hälfte oder doch annähernd die Hälfte der Turgorkraft von Einem Bestandtheile geliefert wird, während der übrige Theil über eine grössere Zahl von Factoren vertheilt ist. Aber jener vorwiegend wichtige Körper ist keineswegs bei allen Pflanzen derselbe; bei Rosa und Heracleum ist er Glucose, bei Rheum hybridum Oxalsäure, bei Rochea Aepfelsäure, bei Gunnera Chlorkalium. Es beruht dieses, wie weitere Versuche mich lehrten, vorwiegend auf erblichen Eigenthümlichkeiten; in den Rheum-Arten hat stets die Oxalsäure, bei Rochea und ihren Verwandten stets die Aepfelsäure, bei Heracleum fast immer der Zucker einen sehr ansehnlichen Antheil an der Turgorkraft.

Bei ferneren Versuchen darf man also eine noch grössere Verschiedenheit in den Ergebnissen unserer Analysen erwarten, und in der That zeigt die Erfahrung, dass die speciellen Anpassungen hier ganz gewöhnlich einen solchen Grad erreicht haben, dass sie die allgemeinen Gesetze gänzlich unkenntlich zu machen streben.

Durch Anwendung unserer isotonischen Coëfficienten auf die Resultate der gewöhnlichen Pflanzenanalysen kann man in vielen

Fällen bereits aussagen, welcher Bestandtheil den grössten Theil der Turgorkraft liefern wird; für eine klare Einsicht müssen aber die Säfte von den unlöslichen und organisirten Bestandtheilen getrennt analysirt worden sein.

Was ich bis jetzt mit Sicherheit ermittelt habe, soll nun im Folgenden kurz und übersichtlich dargestellt werden. Ich werde dabei die wichtigsten Gruppen der im Zellsaft gelösten Körper, den Zucker, die Pflanzensäuren und ihre Verbindungen, und die anorganischen Salze jede für sich behandeln.

Der Antheil des Zuckers an der Turgorkraft. Wir betrachten den Zucker einerseits dort, wo er als Reservestoff abgelagert ist, andererseits in wachsenden Pflanzentheilen.

In dem ersteren Falle wird er, wegen der bedeutenden Anhäufung, wohl immer einen sehr erheblichen Theil der Turgorkraft liefern. Als Beispiel wähle ich das Mark ausgewachsener Blätter von Agave americana, in denen bekanntlich Glucose als Nährstoff für das spätere Wachsthum des Blüthenschaftes, während mehrerer Jahre, angesammelt wird. Im ausgepressten Safte des Markes eines solchen Blattes fand ich 2.6 pCt. Glucose, was einer Turgorkraft von 0.097 Aeq. KNO_3 entspricht. Der Salpeterwerth des Saftes war 0.15 Aeq. KNO_3, und also der procentische Antheil der Glucose an der Turgorkraft 64.7 pCt.

Aehnliche Zahlen wird man ohne Zweifel auch in anderen Fällen, und gleichfalls für die übrigen löslichen Kohlenhydrate, wie Rohrzucker und Inulin, finden.

Bemerkung verdient, dass bei der Umwandlung der Glucose in Rohrzucker, wo zwei Molecüle sich zu Einem zusammenlegen, die Hälfte der Turgorkraft verloren geht, während umgekehrt bei der Keimung der Rohrzuckerhaltigen Reservestoffbehälter die Umwandlung von Saccharose in Invertzucker von einer Verdoppelung der Turgorkraft begleitet ist. Es geht dieses ohne Weiteres aus der Thatsache hervor, dass beide Zuckerarten pro Molecül dieselbe Affinität zu Wasser haben. Vielleicht liegt in dieser bedeutenden Herabsetzung der Turgorkraft einer der Vortheile, der die Bildung von Rohrzucker den betreffenden Pflanzen bietet.

In wachsenden Pflanzentheilen ist das Verhalten der Glucose ein äusserst wechselndes. Gar nicht selten lässt sich gerade während

der kräftigsten Zellstreckung in ihnen weder makro- noch mikrochemisch Zucker nachweisen. So fand z. B. Detmer[1]), dass während der Keimung des Hanfes keine messbaren Mengen von Zucker angehäuft werden, und Müller-Thurgau bestätigte diese Thatsache[2]). In seinen bahnbrechenden mikrochemischen Studien über den Stoffwechsel in den Pflanzen beobachtete Sachs gar häufig wachsende Sprossgipfel, Blätter und Blattstiele, welche keinen Zucker enthielten. So z. B. bei Solanum tuberosum, Beta vulgaris, Zea Mais, Ricinus communis, Phaseolus vulgaris u. A.[3]). Für Kartoffel, Klee und Zuckerrübe konnte ich diese Thatsache selbst wiederholt und unter verschiedenen Umständen constatiren[4]).

Es geht hieraus hervor, dass in solchen Fällen der Zucker keinen irgendwie merklichen Antheil an der Turgorkraft hat, dass wachsende Pflanzentheile ihren gesammten Turgor gar häufig durch andere Mittel hervorbringen können, als durch Ablagerung von Glucose in ihrem Zellsaft.

Das andere Extrem bilden unsere beiden Analysen von Heracleum und Rosa, wo der Antheil der Glucose an der Turgorkraft im nahezu ausgewachsenen Blattstiele resp. in den Blumenblättern zu 69.1 resp. 80.7 pCt. gefunden wurde (S. 573 und 576).

Zwischen diesen beiden Extremen beobachtet man alle denkbaren Uebergänge, von denen ich beispielsweise eine kleine Reihe in folgender Tabelle zusammenstelle. Die Organe sind im kräftig wachsenden Zustande analysirt, es wurde der Salpeterwerth des Saftes und der Gehalt an Glucose in bekannter Weise bestimmt, und hieraus der Antheil der letzteren an der Turgorkraft berechnet.

---

1) Detmer: Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses, 1880, S. 337.

2) H. Müller-Thurgau: in den Landw. Jahrbüchern 1882, S. 782.

3) Vergl. zumal Sachs: Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern, in Pringsheim's Jahrbüchern, Bd. III, S. 222—228 und 243.

4) Beiträge zur speciellen Physiologie landwirthschaftlicher Kulturpflanzen, in Landw. Jahrb., Bd. VI—VIII, 1877—1879.

Arten.	Organe.	Salpeterwerth des Saftes.	Procentgehalt an Glucose.	Salpeterwerth der Glucose.	Proc. Antheil der Glucose an d. Turgorkraft.
Solanum tuberosum . . .	Blätter	0.18	0.24	0.009	4.9
Helianthus tuberosus . .	„	0.19	0.4	0.015	7.8
Rheum hybridum . . .	Blattstiel	0.18	0.4	0.015	8.2
Lappa tomentosa . . .	„	0.185	0.9	0.033	18.0
Helianthus tuberosus . .	Sprossgipfel	0.18	1.0	0.037	20.6
Rumex conglomeratus . .	„	0.175	1.0	0.037	21.1
Dipsacus fullonum . . .	„	0.20	1.3	0.048	24.0
Carum Carvi	Schirmstiele	0.22	1.8	0.067	30.3
Heracleum Sphondylium .	Blattstiele	0.19	2.6	0.096	50.6

Ob in einem Pflanzentheile Zucker abgelagert wird, hängt im Allgemeinen davon ab, ob die Zufuhr ausgiebiger ist, als der Verbrauch. Beide sind aber sowohl von inneren als von äusseren Einflüssen abhängig, und es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn gleichnamige Organe derselben Pflanze, in demselben Alter, aber an verschiedenen Tagen oder zu verschiedenen Jahreszeiten eingesammelt, einen ganz verschiedenen Gehalt an Glucose aufweisen. Die Ursachen, welche dieses beherrschen, sind in klarer Weise von Müller-Thurgau in seiner oben citirten Abhandlung erörtert.

Bisweilen, aber nicht immer, steigt der procentische Gehalt des Zellsaftes an Glucose, und damit deren Antheil an der Turgorkraft während des Wachsthums regelmässig, wie das Resultat der folgenden Analyse lehrt. Das Material lieferten die (S. 559) besprochenen wachsenden, und ein an demselben Tage von derselben Pflanze entnommener ausgewachsener Blattstiel von Heracleum Sphondylium. Neben den dort angeführten Salpeterwerthen des Saftes bestimmte ich auch den Gehalt an Glucose mittelst Fehling'scher Lösung und fand folgendes:

	Alter.	Salpeterwerth des Saftes.	Procent-Gehalt an Glucose.	Salpeterwerth der Glucose.	Procent. Antheil d. Glucose an d. Turgorkraft.
I	jung	0.17	1.4	0.052	30.5
II	älter	0.165	1.8	0.067	40.4
III	nahezu ausgewachsen	0.165	2.4	0.089	53.8
IV	ausgewachsen	0.195	2.9	0.107	55.0

Der Antheil der Pflanzensäuren und ihrer Verbindungen an der Turgorkraft. Pflanzensäuren und ihre Verbindungen bilden einen der am Allgemeinsten verbreiteten Bestandtheile der Zellsäfte, ja sie scheinen überhaupt keiner Pflanze zu fehlen. In jugendlichen Pflanzentheilen finden sie sich meist in auffallender Menge in dem Zellsafte im gelösten Zustande vor, und nehmen dann beträchtlichen Antheil an der Turgorkraft. Die Fettpflanzen sind wegen ihres bedeutenden Gehaltes an pflanzensauren, zumal äpfelsauren Salzen in den ausgewachsenen Blättern bekannt, und die Analyse der Rochea falcata lehrte uns, dass diese auch hier einen sehr erheblichen Beitrag zur Turgorkraft liefern können.

Besonderes Interesse beanspruchen einerseits jene Pflanzen, deren auffallend stark saure Säfte einen reichlichen Gehalt an Oxalsäure aufweisen, andererseits die in gewöhnlichen wachsenden Sprossgipfeln und Blättern verbreiteten pflanzensauren Salze.

Weitaus die meisten Pflanzen enthalten höchstens Spuren gelöster Oxalsäure oder gelöster oxalsaurer Salze in ihren Säften, doch giebt es einige wenige Gattungen, deren organische Säure fast nur Oxalsäure ist. Als Beispiele hebe ich die verschiedenen Arten der Gattungen Begonia und Rheum hervor, von welch' letzterer im vorigen Abschnitt zwei Analysen der Turgorkraft mitgetheilt wurden. Bei diesen Pflanzen pflegt die Oxalsäure nur zu einem kleinen Theil an feste Basen gebunden zu sein; ihre Säfte sind also sehr stark sauer. Der procentische Antheil der Oxalsäure und ihrer Salze an der Turgorkraft war im Sprossgipfel von Rheum officinale 37.5 pCt., im wachsenden Blattstiel von Rheum hybridum 62.3 pCt. und in mehreren anderen Analysen habe ich für die Gattung Rheum ähnliche hohe Zahlen erhalten. In einem Blattstiele von Begonia Rex, dessen Saft einen Salpeterwerth von 0.12 hatte, war der Salpeterwerth der Oxalsäure 0.051, der des an diese Säure gebundenen Kaliums 0.006. Beide zusammen lieferten also nahezu die Hälfte (47.5 pCt.) der gesammten Turgorkraft. Zu ähnlichen Resultaten führten Analysen der Blattstiele von Begonia manicata.

Die Entstehung der Oxalsäure ist allem Anscheine nach von einer ganz bedeutenden Vermehrung der Turgorkraft begleitet. Wir dürfen annehmen, dass sie aus dem den Zellen zugeführten stick-

stofffreien Nährmateriale, also aus der Glucose, gebildet wird. Ein Molecül Glucose, $C_6 H_{12} O_6$, kann nun unter Aufnahme von Sauerstoff im günstigsten Falle drei Molecüle Oxalsäure $C_2 H_2 O_4$ liefern. Beide Verbindungen haben aber pro Molecül denselben isotonischen Coëfficienten 2, und bei dieser Umwandlung würde die Turgorkraft also im Verhältniss von 1 : 3 zunehmen. Wenn nun auch vielleicht thatsächlich eine so vollständige Umsetzung in der Pflanze nicht angenommen werden darf, so wird man andererseits doch wohl folgern dürfen, dass die Bildung von Oxalsäure aus Glucose von einer wesentlichen Erhöhung der Turgorkraft begleitet ist. In der Production von Oxalsäure besitzen die fraglichen Pflanzen also, allem Anscheine nach, ein ausgezeichnetes Mittel, um mit einem gegebenen Quantum organischer Nährstoffe eine möglichst grosse Turgorkraft darzustellen. Und dass dieses Mittel im Pflanzenreich nur eine so beschränkte Anwendung findet, muss offenbar wenigstens zum Theil seinen Grund darin haben, dass nur unter besonderen Bedingungen das lebendige Protoplasma so ganz bedeutende Mengen einer so starken Säure ertragen kann. Ohne Zweifel bietet die Anhäufung freier Oxalsäure in den Pflanzen ein dankbares Gebiet für weitere Forschungen.

Die Production von Oxalsäure dauert während der ganzen Wachsthumsperiode stetig fort, und zwar häufig der Art, dass der procentische Gehalt des Saftes an diesem Körper annähernd derselbe bleibt, dass also die Volumenzunahme der Zellen nahezu dieser Production proportional ist. Als Beispiel führe ich die vier Blattstiele verschiedenen Alters von Rheum officinale an, deren Turgorkraft bereits im I. Abschnitt des zweiten Theiles (S. 559) besprochen wurde. Ich bestimmte für diese Blattstiele die Acidität und den Gehalt der Asche an kohlensauren Alkalien und alkalischen Erden, und berechnete daraus den gesammten Gehalt an freier und gebundener Oxalsäure, mit Ausschluss desjenigen Theiles, der an organische Basen gebunden war. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Blattstiele.	Salpeter-werth des Saftes.	Gesammte org. Säure in Aeq. pro 10 CC Saft.	Salpeter-werth der Säure.	Proc.-Antheil an d. Turgor-kraft.
I jüngster	0.21	19.7	0.066	31.4
II älterer	0.21	19.6	0.065	31.0
III noch älterer	0.215	19.7	0.066	30.7
IV nahezu ausgewachsener	0.215	19.7	0.066	30.7

Für die Länge und das Gewicht der Stiele vergleiche man S. 559. In allen Stielen war die Säure nur zu $^1/_4$ bis $^1/_5$ durch feuerfeste Basen gesättigt. Den an organischen Basen gebundenen Theil der Säure habe ich in diesen Versuchen nicht ermittelt; in einem anderen Versuch mit wachsenden Blattstielen von Rheum hybridum fand ich ihn zu 16.0 pCt. (Vergl. S. 587.)

Berechnet man aus diesen Zahlen den absoluten Gehalt an freier und an durch feste Basen gebundener Oxalsäure pro Stiel, so tritt die fortwährende bedeutende Production dieser Säure noch klarer hervor.

	Gewicht des Stieles.	Gehalt an Oxalsäure.
I.	25.3 Gramm	0.22 Gramm
II.	66.5 -	0.59 -
III.	80.0 -	0.71 -
IV.	117.5 -	1.04 -

Diese Zahlen beanspruchen keine hohe Genauigkeit; sie sind berechnet, als ob das Gewicht der festen Bestandtheile der Stiele vernachlässigt werden könnte.

Gehen wir jetzt zu der Betrachtung der organischen Säuren in wachsenden Pflanzentheilen im Allgemeinen über, und schliessen wir dabei die Oxalsäure-haltenden Pflanzen von unseren ferneren Erörterungen aus. Zunächst ist hier die Thatsache hervorzuheben, dass in den Säften wachsender Organe die organischen Säuren zum Theil an anorganische, zum Theil aber auch an organische Basen gebunden sind. Ich habe nun diese beiden Theile getrennt der Untersuchung unterworfen, und dabei behufs der Berechnungen angenommen, dass die saure Reaction der Zellsäfte von sauren Salzen fixer Base, nament-

lich von sauren Kalisalzen herrühren. Ob dem wirklich so ist, ist für unsere Berechnungen, kraft des Gesetzes von den partiellen isotonischen Coëfficienten, offenbar gleichgültig (vergl. S. 519).

Wir fangen mit den Salzen mit anorganischer Basis an. Eine Einsicht in den Antheil dieser an der Turgorkraft junger Organe geben die folgenden Analysen.

Kräftig wachsende Sprossgipfel und Blattstiele, von anhängenden Organen und ausgewachsenen Theilen befreit, wurden in der im vorigen Abschnitt mitgetheilten Weise analysirt. Es waren für je 10 CC des Saftes die in folgender Tabelle zusammengestellten Anzahlen CC der Titrirflüssigkeiten zur Neutralisation erforderlich:

I. Resultate der titrimetrisch-chemischen Analyse.

Arten.	Organe.	Acidität in CC	K_2CO_3 in CC	$MgCO_3 + CaCO_3$ in CC	Summe der org. Säure in CC
Heracleum Sphondylium .	Blattstiel	0.1	5.6	0.5	6.2
Archangelica officinalis .	„	0.8	5.7	1.0	7.5
Heracleum Sphondylium .	„	0.5	6.2	1.2	7.9
Carum Carvi	Sprossgipfel	0.8	8.3	2.7	11.8
Dipsacus fullonum . . .	„	1.2	7.5	2.1	10.8
Delphinium azureum . .	„	1.4	8.0	2.0	11.4

Aus diesen Zahlen habe ich den procentischen Gehalt des Saftes an Säure und Kalium und deren absolute Salpeterwerthe berechnet. Die Säure war in allen Fällen vorwiegend Aepfelsäure und wurde als solche berechnet.

II. Berechnung der absoluten Salpeterwerthe.

Arten.	Proc.-Gehalt des Saftes an		Salpeterwerthe	
	Säure.	Kalium.	d. Säure.	d. Kaliums.
Heracleum I	0.415	0.218	0.021	0.019
Archangelica	0.503	0.222	0.025	0.019
Heracleum II	0.529	0.242	0.026	0.021
Carum	0.791	0.324	0.039	0.027
Dipsacus	0.724	0.292	0.036	0.025
Delphinium	0.764	0.312	0.038	0.027

Um nun schliesslich hieraus den procentischen Antheil der Säure und des Kaliums an der Turgorkraft zu finden, gebe ich zunächst die Salpeterwerthe der Säfte und berechne aus diesen folgende Tabelle.

III. Procentischer Antheil an der Turgorkraft.

Arten.	Salpeterwerth des Saftes.	Procent-Antheil an der Turgorkraft.		
		Org. Säure.	Kalium.	Summe.
Heracleum I	0.19	11.0	10.0	21.0
Archangelica	0.18	13.9	10.5	24.4
Heracleum II	0.17	15.3	12.4	27.7
Carum	0.22	17.7	12.3	30.0
Dipsacus	0.20	18.0	12.5	30.5
Delphinium	0.185	20.5	14.6	35.1

Der Antheil der äpfelsauren Salze an der Turgorkraft wachsender Pflanzentheile wechselte also in diesen Fällen zwischen 21.0 und 35.1 pCt. und war im Mittel 28 pCt. In einer Reihe weiterer Analysen erhielt ich ähnliche Werthe.

Zu bemerken ist aber, dass der Antheil der Pflanzensäuren und ihrer Salze thatsächlich etwas grösser sein kann, wegen der Art der Bereitung der Säfte, welche zur Coagulation des Eiweisses auf 100° C. erwärmt wurden. Falls nämlich im Saft Citronensäure vorhanden ist, fällt sie bei dieser Operation wenigstens zu einem grossen Theile in Verbindung mit Kalk aus, und wird demzufolge nicht in die Analyse aufgenommen.

Die pflanzensauren Salze organischer Basis finden sich vorwiegend in jugendlichen, wachsenden Theilen. Mit zunehmendem Alter verschwinden sie, wenigstens zum grössten Theil, indem die Basen als Nährstoff Verwendung finden. Um sie zu bestimmen, bin ich, nach dem Vorgange Mentschutkin's[1]), in folgender Weise verfahren. Es wurde zunächst die Acidität des Saftes genau in derselben Weise, wie in allen übrigen Analysen mittelst zehntelnormaler Kalilauge und Curcumapapier bestimmt. Dann wurde eine neue Portion des Saftes ausgemessen, mit dem vielfachen Volumen Alkohol

1) Mentschutkin: Ber. d. d. chem. Ges. Berlin 1883, XVI, Nr. 3, S. 315-326.

von etwa 90 pCt. versetzt, einige Tropfen Phenolpthalein als Indicator zugesetzt, und nun mit der genannten Kalilauge titrirt, bis die meist blassgelbe Farbe der Flüssigkeit in roth überschlug. Die Endreaction war stets eine hinreichend scharfe, indem der Uebergang durch 2—3 Tropfen sehr deutlich, und meist schon durch einen einzelnen Tropfen hervorgebracht wurde. Der Alkohol hebt die Wirkung der organischen stickstoffhaltigen Basen auf das Phenolpthalein auf, ebenso wie er auch das Ammoniak unwirksam macht; er erlaubt also die im Saft durch sie gebundenen Säuren zu messen. Ob neben den organischen Basen auch Ammoniak vorhanden war, habe ich nicht ermittelt, sondern, wie die beschriebene Methode ausweist, einfach die Summe der an beide gebundenen Säuren gemessen.

Zur Berechnung der Turgorkraft habe ich nur den partiellen isotonischen Coëfficienten der Säuren, welche ich als zweibasische annahm, benutzt. Ob die Basen selbst zur Erhöhung der Turgorkraft beitragen, ist zwar eine sehr wichtige und der weiteren Forschung sehr zu empfehlende Frage; bis jetzt bin ich aber auf diese nicht eingegangen.

Die folgende Tabelle enthält die erlangten Resultate; und zwar zunächst die Anzahlen CC der zehntelnormalen Kalilauge, welche zur Sättigung von 10 CC des Saftes in gewöhnlicher Weise, resp. nach dem Versetzen mit Alkohol erforderlich waren, sowie die Differenzen beider Zahlen, welche also den Gehalt an durch organische Basen gebundener Säure angeben. Ferner die Salpeterwerthe der Säfte, sowie der organisch-gebundenen Säure, und das Verhältniss beider, oder den procentischen Antheil dieses Theiles der Säure an der Turgorkraft.

Als Versuchsobjecte dienten wachsende Sprossgipfel in einer Länge von 8—10 cm abgeschnitten und entblättert, von Helianthus tuberosus, Cucurbita Pepo und Tropaeolum majus; junge kräftig wachsende Blattstiele von Rheum hybridum, Cynara Scolymus und Beta vulgaris saccharifera, junge epicotyle Glieder von Phaseolus multiflorus, welche erst 2—6 cm lang waren, und die wachsenden Gipfel junger Keimpflanzen von Pisum sativum, in einer Länge von 2—5 cm; letztere wurden ausnahmsweise nicht entblättert.

	Acidität in CC.			Salpeterwerth.		
	Ohne Alkohol.	Mit Alkohol.	Diff.	des Saftes.	der org. geb. Säure.	Anth. an d. Turgorkraft.
I. Sprossgipfel.						
Helianthus tuberosus . .	0.9	6.6	5.7	0.22	0.019	8.6 %
Cucurbita Pepo	1.2	6.0	4.8	0.17	0.016	9.5 %
Tropaeolum majus . . .	1.6	8.4	6.8	0.21	0.023	11.0 %
II. Blattstiele.						
Cynara Scolymus . . .	1.4	5.8	4.4	0.17	0.015	8.8 %
Beta vulgaris	2.0	12.4	10.4	0.30	0.035	11.7 %
Rheum hybridum . . .	15.8	25.4	9.6	0.20	0.032	16.0 %
III. Keimstengel.						
Phaseolus multiflorus . .	1.8	12.4	10.6	0.18	0.035	19.4 %
Pisum sativum	0.4	12.4	12.0	0.17	0.040	23.5 %

Der Antheil der an organische Basen (und Ammoniak) gebundenen Pflanzensäuren an der Turgorkraft wechselte also in diesen Organen zwischen 8.6 und 23.5 pCt. und war im Mittel aus allen Versuchen 13.6 pCt. Hätte ich die Organe in jüngeren Zuständen analysiren können, so wäre diese Zahl ohne Zweifel noch höher ausgefallen.

Addirt man diese Mittelzahl zu der aus der Tabelle auf S. 585 berechneten (28 pCt.), so erhält man für den mittleren Antheil der an verschiedene Basen gebundenen Pflanzensäuren und ihrer Kalisalze an der Turgorkraft wachsender Organe 41.6 pCt.

Rechnet man dazu die für Rochea (45.3 pCt.), Rheum hybridum (62.3 pCt.) und Begonia Rex (47.5 pCt.) bereits mitgetheilten Ergebnisse, und beachtet man, dass unsere Mittelzahl aus mehreren Gründen etwas zu klein ausfallen musste, so kann man im Allgemeinen sagen, dass die Pflanzensäuren in jugendlichen wachsenden Pflanzentheilen im Mittel nahezu die Hälfte der Turgorkraft liefern. Im ausgewachsenen Zustande treten sie aber in dieser Beziehung ganz wesentlich zurück.

Der Antheil der anorganischen Salze an der Turgorkraft ist häufig ein viel bedeutenderer, als man auf dem ersten Blick erwarten würde. In den meisten Pflanzen sind die Zellen der jugend-

lichen, wachsenden Organe arm an anorganischen Salzen[1]), und erst mit zunehmendem Alter nimmt der Gehalt an diesen Stoffen allmählig zu. Dagegen giebt es bestimmte Gruppen von Gewächsen, welche durch einen ungewöhnlich hohen Gehalt an anorganischen Bestandtheilen gekennzeichnet sind, und in denen diese Verbindungen also einen wichtigen Antheil an der Turgorkraft haben.

Einige Beispiele mögen dieses erläutern.

Anknüpfend an die Tabellen des vorigen Abschnittes, nenne ich zuerst Gunnera scabra. In den wachsenden Blattstielen dieser Pflanze führte der Saft etwa $1/2$ pCt. Chlorkalium, und verdankte diesem mehr als die Hälfte (52—56 pCt.) seiner Turgorkraft. In ganz jungen, noch kaum aus ihrer Umhüllung hervorgetretenen Stielen, welche nur etwa 6 cm lang waren, fand ich im ausgepressten Safte 0.52 pCt. Chlorkalium, also einen nahezu gleich grossen procentischen Gehalt, wie in den fast ausgewachsenen Stielen. Während der ganzen zweiten Periode des Wachsthums, in der die bedeutende Streckung dieser Stiele stattfindet, muss also fortwährend soviel Chlorkalium aufgenommen werden, dass etwa die Hälfte der zu dieser Streckung erforderlichen Kraft mittelst dieses Salzes geliefert wird.

Das Chlor ist den meisten Pflanzen ein entbehrliches Element, und vielleicht würde man auch Gunnera ohne Chlorverbindungen erziehen können. Die mitgetheilten Thatsachen lehren also, dass auch solchen Elementen, welche gewöhnlich als entbehrliche betrachtet werden, eine wichtige Bedeutung für das Pflanzenleben zukommen kann.

Aehnliches dürfte für andere Chlorkalium-haltende Pflanzen, sowie für die an Chlornatrium reichen Gewächse des Meeresstrandes und der Salinen gelten. Ihre Vorliebe für einen salzigen Boden hängt vielleicht mit dem Vermögen, das Salz zur Herstellung ihres Turgors zu verwenden, innig zusammen.

Manche Schuttpflanzen häufen in ihren Zellen so bedeutende Mengen Salpeter an, dass dieser aus dem ausgepressten Safte in reichlichen schönen, baumförmigen Krystallgruppen herauskrystallisirt.

---

1) E. Ebermayer: Physiologische Chemie d. Pflanzen, Bd. I, 1882, S. 768 und 770.

Es genügt, einzelne Tropfen auf dem Objectglase verdunsten zu lassen, um sich von dieser merkwürdigen Eigenschaft zu überzeugen. In solchen Fällen nimmt der Salpeter einen wesentlichen Antheil an der Turgorkraft. In jugendlichen, noch wachsenden Blättern von Solanum tuberosum fand ich z. B. im Safte 0.27 pCt. Salpeter. Der Salpeterwerth des Saftes war 0.18, der des darin gefundenen Salpeters 0.027, und also 15 pCt. der ganzen Turgorkraft. Im Marke der wachsenden Sprossgipfel von Helianthus tuberosus enthielt der Saft 0.91 pCt. Salpeter. Der Salpeterwerth des Saftes war 0.22, der des darin vorhandenen Salpeters 0.091, oder 41.4 pCt. der ganzen Turgorkraft. Nach Molisch[1]) nimmt der Gehalt an Salpeter in den Sprossen von oben nach unten, also mit zunehmendem Alter der Internodien, stetig zu, und wir dürfen also in den älteren Theilen einen noch grösseren Antheil dieses Salzes an der Turgorkraft erwarten. Es wäre interessant, zu erfahren, welche Beziehungen zwischen der Aufnahme des Salpeters einerseits, der Grösse des Turgors und der Geschwindigkeit des Längenwachsthums andererseits obwalten.

Die Phosphate scheinen in wachsenden Pflanzentheilen, nach meinen bisherigen Analysen, nur selten mehr als einige wenige Procente der Turgorkraft zu liefern.

Fassen wir die Ergebnisse dieses Abschnittes kurz zusammen, so lässt sich über die Analyse der Turgorkraft wachsender Pflanzentheile folgendes sagen. Einen nie fehlenden Bestandtheil bilden die Pflanzensäuren und ihre Salze, sie liefern in den gewöhnlichen Fällen im Mittel nahezu die Hälfte der Turgorkraft. Ist die Säure Oxalsäure, und in grosser Menge, zum Theil als freie Säure, im Safte angehäuft, so kann dieser Antheil bis auf mehr als 60 pCt. zunehmen. In zweiter Linie steht die Glucose, deren Betheiligung eine äusserst wechselnde ist. Gar häufig fehlt sie den wachsenden Organen, gewöhnlich liefert sie ein Drittel oder weniger der Turgorkraft, in einzelnen Fällen aber auch 50—60 pCt., ja in den Blumenblättern der Rose sogar 80 pCt. Anorganische Salze treten in weit-

1) H. Molisch: Ueber den mikrochemischen Nachweis von Nitraten und Nitriten in der Pflanze mittelst Diphenylamin und Brucin. Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. I, S. 150, 1883.

aus den meisten Pflanzen sehr zurück, in besonderen Arten können sie aber bis zur Hälfte der zum Wachsthum erforderlichen Kraft liefern. (KCl, $NaCl$, KNO_3.) Schliesslich nehmen organische Verbindungen der verschiedensten Natur je nach Umständen einen grösseren oder geringeren Antheil an der Turgorkraft, sowohl in wachsenden als in ausgewachsenen Organen; ich habe diese aber bis jetzt nur nebenbei berücksichtigt.

Während der raschen und bedeutenden Streckung in der zweiten Periode des Wachsthums beruht die stetige absolute Zunahme der Zellsäfte an osmotisch wirksamen Stoffen theils auf eine fortwährende Produktion von organischen Säuren, theils auf eine anhaltende Accumulation von verschiedenen organischen und anorganischen Verbindungen. Nicht selten halten diese Prozesse mit der Volumzunahme der Zellen gleichen Schritt.

Abschnitt IV.

Ueber das Verhältniss von Kalium und Calcium zum Turgor.

Unter den mannigfachen Anwendungen auf die Erklärung der Lebenserscheinungen der Pflanzen, deren die Gesetze der isotonischen Coëfficienten fähig sind, sei es mir zum Schlusse erlaubt, beispielsweise Eine hervorzuheben. Sie bezieht sich auf die Bedeutung der pflanzensauren Salze für den Turgor.

Die Pflanzensäuren entstehen in den Zellen aus den organischen Nährstoffen, die Basen, mit denen sie sich verbinden, werden von aussen herein in die Zellen geführt. Die Zellsäfte reagiren sauer, die Bildung der Säuren schreitet also ihrer Neutralisation voran. Wir fragen nun, welche Aenderung erleidet die Turgorkraft durch die Aufnahme der Basen und deren Verbindung mit den Säuren?

Aus unseren Gesetzen leitet sich folgende Antwort ab:

1. In Bezug auf die Bindung der Säuren an Kalium. Die Affinität der verbreitetsten Pflanzensäuren (Aepfelsäure, Wein-

säure, Oxalsäure, Citronensäure) für Wasser ist in verdünnten Lösungen pro Molecül stets 2, die der neutralen Kalisalze der drei ersteren pro Molecül 4, die des neutralen citronensauren Kali's 5. Es rührt diese letztere Differenz daher, dass das citronensaure Kali im Molecül drei Atome Kalium, die anderen Salze aber nur je zwei Atome dieses Metalles enthalten. Für die sauren Salze, wie sie wohl stets zuerst in der Pflanze entstehen, hängt die Affinität zu Wasser von der Zahl der Kali-Atome pro Molecül ab, wie speciell für die beiden sauren citronensauren Kalisalze bewiesen wurde. Und zwar gilt sowohl für die sauren als für die neutralen Salze die Regel, dass der isotonische Coëfficient für jedes einzelne Atom Kali, das pro Molecül aufgenommen wird, um Eine Einheit grösser wird. Die Natur der Säure hat darauf keinen Einfluss, ebensowenig der Umstand, ob das Kalium als erstes, zweites oder drittes Atom in die Verbindung tritt. Wir dürfen also allgemein die Natur der Säure und die Art der Bindung ausser Betracht lassen, und sagen: Für jedes aufgenommene und an eine Pflanzensäure gebundene Atom Kalium nimmt die Turgorkraft des Zellsaftes um eine bestimmte, unveränderliche Grösse zu.

Versuchen wir es, für diese Grösse ein Maass zu finden. Der isotonische Coëfficient der Citronensäure ist = 2, der des sauren citronensauren Kaliums mit einem Atom Kalium im Molecül ($KH_2C_6H_5O_7$) = 3, die Zunahme bei der Aufnahme eines Atoms Kalium also genau gleich der halben Grösse des isotonischen Coëfficienten der Citronensäure selbst. Diese Regel gilt nun allgemein, wie leicht aus unserem dritten Gesetze ersichtlich, und es wird also die Turgorkraft des Zellsaftes für jedes aufgenommene Atom Kalium genau um halb so viel grösser wie bei der Aufnahme oder der Production Eines organischen Molecüles. Zwei Atome Kalium liefern also dieselbe Kraft wie Ein Molecül der Aepfelsäure oder einer beliebigen anderen organischen Säure, oder auch wie Ein Molecül irgend einer Zuckerart.

Das Kalium muss also ganz bedeutend zur Erhöhung der Turgorkraft beitragen.

Die Natur der Säure hatte auf diese Berechnung keinen Einfluss. Anders stellt sich aber die Sache, wenn man frägt, wie viel Kalium ein Zellsaft aufnehmen und binden kann, wenn der Zelle eine gegebene

Menge organischer Nährstoffe sur Bildung der Säure zur Verfügung steht. Nimmt man an, dass sämmtlicher Kohlenstoff der Glucose in die organischen Säuren übergeht, so liefert ein Molecül Glucose ($C_6 H_{12} O_6$) an Säuren und deren neutralen Kalisalzen:

1	Mol. Citronensäure	$C_6 H_8 O_7$	oder	$K_3 C_6 H_5 O_7$,
$1^1/_2$	Mol. Aepfelsäure	$C_4 H_6 O_5$	oder	$1^1/_2 \times K_2 C_4 H_4 O_5$,
$1^1/_2$	Mol. Weinsäure	$C_4 H_6 O_6$	oder	$1^1/_2 \times K_2 C_4 H_4 O_6$,
3	Mol. Oxalsäure	$C_2 H_2 O_4$	oder	$3 \times K_2 C_2 O_4$.

Unter dieser Voraussetzung verhalten sich die drei ersten Säuren gleich, während die Bildung von Oxalsäure die doppelte Menge von Kalium aufzunehmen gestattet. Dazu kommt, dass bereits die Umwandlung von Glucose in Oxalsäure, falls jene Voraussetzung zutrifft, von einer Zunahme der Turgorkraft im Verhältniss von 1 : 3 begleitet ist (vergl. S. 582). Auch die Bildung von Aepfelsäure und Weinsäure, nicht aber die von Citronensäure, würde eine Erhöhung der Turgorkraft bedingen, wenn die genannte Voraussetzung richtig wäre. So lange hierüber aber noch nicht entschieden werden kann, soll dieser Umstand nicht weiter hervorgehoben werden.

2. Bindung der Säuren an Calcium oder Magnesium. Ganz anders verhält sich die Sache, wenn die Pflanzensäuren durch Calcium oder Magnesium neutralisirt werden. Obgleich ich bis jetzt nur wenige derartige Salze untersucht habe, so lassen diese Bestimmungen, im Verbande mit allen übrigen, keinen Zweifel darüber, dass diese Salze genau dieselbe Affinität haben, wie die in ihnen enthaltenen organischen Säuren. Mit anderen Worten: die Anziehung eines Zellsaftes zu Wasser wird dadurch gar nicht geändert, dass seine freien Säuren durch Calcium oder Magnesium neutralisirt werden. Diese beiden Metalle tragen also zur Erhöhung der Turgorkraft nicht oder wenigstens nicht in directer Weise bei. Ihre partielle Affinität zu Wasser in ihren Salzen ist = 0 (S. 519). Dementsprechend wurden sie in den Tabellen über die Analysen der Turgorkraft nicht berücksichtigt (S. 565 und 572—576).

Diese aus unseren Gesetzen abgeleiteten Folgerungen bringen nun eine merkwürdige Differenz zwischen dem Verhalten des Kaliums und des Calciums an's Licht. Das Kalium hat für den Turgor eine sehr hohe, das Calcium gar keine Bedeutung.

Dieser Satz erklärt nun in sehr einfacher Weise die Verbreitung und die Wanderung dieser beiden Metalle in der Pflanze, wie aus folgender Ueberlegung klar werden wird.

Die Pflanzentheile bedürfen des Turgors vorwiegend in ihrer Jugend, so lange sie noch wachsen. Ist dieses Stadium vorüber, so tritt die Bedeutung des Turgors allmählich zurück. Am raschesten geschieht dieses in den Stengeln; langsam in den Blättern, deren frisches Aussehen häufig noch lange auf Turgescenz beruht. Sehr langsam findet es in Gelenkpolstern statt, welche, wie bei den Gräsern, mit dem Verschwinden des turgescenten Zustandes ihr Bewegungsvermögen einbüssen würden. Aber abgesehen von diesen Fällen beruht die Steifheit ausgewachsener resp. älterer Organe nicht mehr auf Turgor, sondern auf die Festigkeit der Zellhäute, und es ist häufig fast nur noch die Aufnahme von Wasser und die Deckung der durch Verdunstung entstandenen Verluste, für welche der Turgor zu sorgen hat.

Nun findet sich, wie bereits Saussure lehrte, das Kalium vorwiegend in den jugendlichen Organen, während das Calcium um so mehr vorherrscht, je älter der betreffende Theil wird. Zahlreiche spätere Untersuchungen haben diese Regel zu einer der besten empirischen Thatsachen unserer Wissenschaft erhoben, und, wie wir bald sehen werden, durch manche Einzelheiten weiter begründet. Wir folgern also: Das Kalium findet sich stets gerade dort angehäuft, wo seine bedeutende Turgorkraft der Pflanze von Nutzen ist, das Calcium dagegen dort, wo der Turgor anderen Functionen gegenüber zurücktritt.

Bevor wir diese Betrachtungen weiter verfolgen, wollen wir die wichtigsten Thatsachen, welche sich durch diesen Satz unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt bringen lassen, kurz vorführen.

Kalium und Calcium in den niederen Pilzen. Ein Blick auf die Aschenanalysen der Pilze lehrt[1]), dass diese Gewächse auffallend reich an Kalium, aber sehr arm an Calcium sind. Nimmt man den Birkenschwamm aus, so wechselt der Gehalt an Kali in der Asche zwischen 17.9 und 54,2 pCt., der des Kalkes zwischen

1) Wolff — Aschenanalysen, S. 134 — theilt 14 Analysen von Aschen von Pilzen mit.

0.75 und 4.95 pCt. Es weist dieses darauf hin, dass das Kalium eine hohe Bedeutung für das Leben dieser chlorophylllosen Gewächse hat, und wir werden wohl annehmen dürfen, dass solches mit dem Antheil zusammenhängt, den es an ihrer kräftigen Turgescenz und dadurch an ihrem raschen Wachsthum haben muss.

Das Calcium, welches zu diesem Turgor nicht beiträgt, gehört nicht zu den für das Leben der niederen Pilze unumgänglichen Elementen. In künstlichen Nährlösungen lassen sich die verschiedensten niederen Pilze in völlig normaler Weise erziehen, auch wenn diese keine Spur von Calcium enthalten. Pasteur, der zuerst die Methode solcher Culturen begründete, lehrte, dass die Asche der Hefe, welche nahezu ganz aus Kali, Magnesia und Phosphorsäure besteht, und nur Spuren von Kalk enthält, für alle niederen Pilze als Quelle der Aschenbestandtheile in den Culturen genügt.[1]) Raulin[2]), der in einer ausgedehnten Untersuchung den Einfluss der verschiedensten nützlichen und schädlichen Substanzen auf Aspergillus glaucus, in künstlichen Nährlösungen wachsend, studirte, fügte diesen Lösungen nie Kalkverbindungen zu; der Aspergillus wächst ohne Calcium ebenso üppig wie mit Calcium. Durch zahlreiche Culturen habe ich mich selbst von der Richtigkeit dieses Resultates überzeugt.

In die fundamentalen, allen Pflanzen gemeinsamen Lebenserscheinungen der Zellen greift also das Calcium nicht ein; es muss, wie das Eisen, eine Bedeutung nur für specielle, sei es auch weit verbreitete Zwecke haben. Der Turgor ist eine solche allgemeine Eigenschaft wachsender Zellen, und der oben aufgestellte Satz erklärt uns also, wenigstens in der Hauptsache, das verschiedene Verhalten des Kaliums und des Calciums in den niederen Pilzen.

Manche höhere Gewächse, wie z. B. die Gräser, enthalten so wenig Kalk in ihrer Asche, dass man schon nach dieser Erfahrung dem Calcium in ihnen keine hervorragende Rolle zuschreiben darf.

Kalium und Calcium in den wachsenden Organen höherer Pflanzen. Je jünger man wachsende Organe der Ana-

---

1) Pasteur: Ann. Chim. Phys., 3. Serie, T. 58, p. 383; ibid. 3. Serie, T. 64, p. 107.

2) Raulin: Ann. sc. nat., 5. Serie, T. XI (1869) S. 93—287. Man vergl. auch Nägeli: Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. 1880, Heft 3, S. 340.

lyse unterwirft, um so reicher zeigt sich im Allgemeinen ihre Asche an Kalium, um so ärmer an Calcium. Aber schon während der zweiten Periode des Wachsthums nimmt der Gehalt an Kalk allmählig zu, wenn dieses Element wenigstens von Aussen, resp. aus älteren Organen derselben Pflanze aufgenommen werden kann. Solche Analysen, in denen die einzelnen Wachsthumsstadien nicht getrennt sind, sind also für unseren speciellen Zweck nur von untergeordneter Bedeutung.

Garreau lehrte, dass die Zusammensetzung der Asche aller sehr jugendlichen Pflanzentheile annähernd dieselbe ist[1]), und belegte diesen Satz durch zahlreiche eigene Analysen und eine kritische Zusammenstellung der Resultate anderer Forscher. Die Cotyledonen, die Plumula und Radicula ruhender Samen, jedes getrennt analysirt, die Samen ohne Samenschale, oder bei solchen Arten wo letztere sehr dünn ist, auch die ganzen Samen, jugendliche Blätter und Sprosse aus Knospen, welche sich soeben geöffnet hatten, Wurzelfibrillen, und endlich Sporen von Cryptogamen und Pollenkörner stimmen in dieser Beziehung in auffallender Weise überein. Als Typus für diese alle kann man die Zusammensetzung der Hefenasche ansehen, welche, nach einer Analyse von Mitscherlich 39.5 pCt. Kali, 1.01 pCt. Kalk, 6.05 pCt. Magnesia, 53.84 pCt. Phosphorsäure und Spuren von Schwefelsäure aufwies[2]). In den Samen steigt der Gehalt an Kali in der Asche nicht selten bis 45 pCt. und mehr, dagegen fällt der der Phosphorsäure oft auf 35 bis 40 pCt. Aber stets bilden Kali und Phosphorsäure weitaus den Hauptbestandtheil der Asche (80—90 pCt.), und von dem Reste fällt der grösste Theil auf die Magnesia. Der Kalk spielt hier stets eine sehr untergeordnete Rolle (1—6 pCt. der Asche).

Die erwähnten, jugendlichen Organe enthalten aber die zu dem eigenen späteren Wachsthum erforderlichen Elemente in mehr oder weniger vollständiger Weise. Für die Samen geht dieses ohne Weiteres daraus hervor, dass sie das ganze Keimungsstadium durchlaufen können, auch wenn man sie nur destillirtes Wasser aufnehmen lässt. In diesem Falle entwickelt die Keimpflanze ihren ganzen, so

1) Garreau: Ann. sc. nat., 4. Serie, T. XIII, 1860, p. 173—179.
2) Wolff: l. c. p. 134 und Garreau: l. c. p. 176.

bedeutenden Turgor ohne irgend welche merkliche Betheiligung des Calciums, von dem selbst noch ein wesentlicher Theil in den Cotylen in unlöslicher Form zurückbleibt.

Für die wachsenden Theile wurde, wie bereits oben erwähnt, der grosse Reichthum der Asche an Kali schon von Saussure entdeckt. In einem der neuesten Werke über die physiologische Chemie der Pflanzen fasst Ebermayer[1]) die Resultate älterer und neuerer Forschungen in folgender Weise zusammen. Stets sind jugendliche, wachsende Organe in ihrer Asche viel reicher an Kali, als ältere. So sind z. B. Knospen, junge Triebe, junge Blätter, grüne Stengel, junge Zweige, die inneren jungen Rindenschichten, das Cambium und ganze junge Pflanzen reicher an Kalium (und Phosphorsäure) in der Asche, als die gleichnamigen älteren Theile. Die Blätter sind die kalireichsten Organe der Pflanzen, und zwar enthalten sie um so mehr Kalium, je jünger sie sind. Reich an Kalium sind ferner die Samen, viele Früchte, Knollen, Zwiebeln und andere an Kohlenhydraten reiche Reservestoffbehälter.

Die Gelenkknoten des Weizens sind nach I. Pierre stets reicher an Kali in ihrer Asche, als die angrenzenden Internodien und Blätter.[2]) Wenn aus diesen mit zunehmendem Alter das Kalium verschwindet, bleibt es in den Knoten in nahezu unveränderter Menge. Die Steifheit der Knoten beruht aber auf die Turgescenz ihrer Zellen, die der Internodien und Blätter auf die Festigkeit der Zellhäute.

Ueberall, wo kräftiges Wachsthum vorbereitet wird, resp. thatsächlich stattfindet, tritt also das Kalium unter den Aschenbestandtheilen in den Vordergrund, während das Calcium nur spärlich vertreten ist. Dass dabei die verschiedene Bedeutung dieser beiden Elemente für die Turgorkraft eine maassgebende Rolle spielt, wird also wohl keinem Zweifel ausgesetzt sein.

Kalium und Calcium in älteren Organen. Mit zunehmendem Alter verschwindet das Kalium allmählig aus den einzelnen

1) E. Ebermayer: Physiologische Chemie der Pflanze, Bd. I, Bestandtheile der Pflanzen, 1882, S. 770 ff.

2) Isidore Pierre: Annales agronomiques, 2. Bd., 1876, p. 59—72; Bot. Jahrb. IV, S. 893.

Organen der Pflanzen, während das Calcium immer weiter angehäuft wird. Tritt endlich der Tod ein, so ist das Kalium nahezu vollständig fortgeschafft, während das Calcium dann gerade in der grössten Menge vorhanden ist. Abgefallene Blätter sind z. B. äusserst reich an Kalk, sehr arm an Kali, und dasselbe gilt für die äusseren Partien der Baumrinde, und für ganze einjährige Pflanzen nach eingetretener Samenreife.

Das Kalium wird den älteren Theilen entnommen, um den jungen, noch wachsenden zugeleitet zu werden. Der Boden ist relativ arm an Kaliverbindungen, die Pflanze findet davon selten mehr vor, als sie braucht, sie ist mit dem Kalium desshalb äusserst sparsam, wendet dieselbe Menge nach und nach zur Ausbildung ihrer verschiedenen Organe an, und häuft schliesslich nahezu ihren ganzen Vorrath in ihre Samen oder sonstige Reservestoffbehälter an, um sie einer folgenden Generation zur Verfügung zu stellen, oder sie im nächsten Jahre selbst wieder benutzen zu können.

Genau entgegengesetzt verhält sich das Calcium, die Pflanze wendet so zu sagen alle nur denkbaren Mittel an, um sich von diesem Elemente möglichst vollständig zu befreien. Fast alle Boden enthalten Kalkverbindungen im Uebermaass, und nur wenige Pflanzen, wie die Gräser, sind im Stande, die Aufnahme von Kalk aus dem Boden ganz wesentlich zu beschränken. Die meisten enthalten davon weit mehr als sie brauchen, und müssen ihn also möglichst unschädlich machen.

Am klarsten tritt das verschiedene Verhalten des Kaliums und des Calciums an's Licht, wenn man den Gehalt an diesen beiden Bestandtheilen auf ein einziges, resp. auf dieselbe Zahl von gleichnamigen Organen, z. B. pro Blatt, berechnet, und nicht, wie üblich, auf das Gewicht der Asche oder der Trockensubstanz bezieht. Rissmüller berechnete in dieser Weise seine bekannten Analysen der Buchenblätter.[1]) Aus seiner Tabelle geht hervor, dass der Gehalt eines mittleren Blattes an Kali bis Mitte Juli zunimmt, von dieser Zeit ab aber bis zum November, also bis zum Tode der Blätter, stetig fällt. Aehnliches gilt für die Phosphorsäure und die Magnesia, welche beide ihr Maximum im August erreichen, während

1) Rissmüller: Landw. Versuchsst., Bd. XVII, 1874, S. 31.

die Menge des Kalkes bis in den November hinein ganz bedeutend grösser wird. Eine vollständige Entleerung des Kaliums fand nicht statt.

Mit den Blättern anderer Bäume erhielten Fliche und Grandeau[1]) und Corenwinder[2]) übereinstimmende Resultate. Das Verschwinden des Kaliums und die Anhäufung des Kalkes in den vegetativen Organen krautiger Pflanzen wurde von Boussingault für den Klee, die Rübe und den Kohl, und von zahlreichen Forschern für die Getreidearten dargethan[3]). Eine äusserst ausgedehnte, inhaltsreiche Literatur ist allmählig über diesen Gegenstand entstanden, und die Thatsache selbst dadurch über allen Zweifel erhoben.

Einer so allgemeinen Erscheinung muss irgend eine wichtige physiologische Ursache zu Grunde liegen, und die verschiedene Bedeutung der beiden fraglichen Elemente für Turgor und Wachsthum dürfte dabei eine sehr wesentliche Rolle spielen[4]).

Welche Ursachen bedingen die Anhäufung des Kaliums in den wachsenden Organen? Wir haben nun die wichtigsten Thatsachen über die Verbreitung und die Wanderung des Kaliums und des Calciums in der Pflanze in möglichst gedrängter Form zusammengestellt, und uns dadurch überzeugt, das ersteres Element vorwiegend in solchen Organen auftritt, wo der Turgor eine Hauptrolle spielt, während letzteres gerade in älteren und absterbenden Theilen angehäuft wird. Die Erfahrung ist also mit ihrer verschiedenen Bedeutung für den Turgor durchaus im Einklang. Jetzt können wir den früheren Faden wieder aufnehmen, und unsere Betrachtungen über diese beiden Elemente fortsetzen.

Fragen wir nach den Ursachen, welche die Anhäufung des Kaliums in wachsenden Theilen bedingen, so sind diese uns in ihrem

---

1) Fliche et Grandeau: Ann. Chim. et Phys., 5. Serie, T. VIII, p. 486 bis 511, 1876.

2) Corenwinder: Ann. sc. nat. 1878, 6. Serie, T. VI, p. 305.

3) Vergl. Corenwinder: Ann. sc. nat. 1860, 4. Serie, T. XIV, p. 39 ff.

4) Ich behaupte keineswegs, dass die einzige Bedeutung des Kaliums für das Pflanzenleben in seiner Betheiligung am Turgor zu suchen sei, und ebensowenig, dass der Turgor wachsender Pflanzentheile vorwiegend vom Kalium. vermittelt würde. Die Thatsache, dass das Kalium in rasch wachsenden Organen etwa 10—15 pCt., in nahezu ausgewachsenen nur etwa 3—6 pCt. der Turgorkraft liefert, würde damit in Widerspruch stehen (S. 585 und S. 572—576).

innersten Grunde durchaus unbekannt. Doch leuchtet es ein, dass diese Aufnahme, wenigstens in erster Instanz, durch die Pflanzensäuren vermittelt wird.

Wir wissen, dass die Kaliumsalze der Schwefelsäure, der Phosphorsäure und der Salpetersäure, welche die Pflanzen durch ihre Wurzeln aufnehmen, irgendwo in ihrem Innern derart zerlegt werden, dass die Säuren den eiweissbildenden Geweben, das Kalium aber den jugendlichen Parenchymzellen zugeführt werden. Wir folgern dieses aus der Thatsache, dass wir das Kalium in jenem Parenchym an die Pflanzensäuren gebunden zurückfinden, die Elemente jener anorganischen Säuren aber, den Schwefel, den Stickstoff und den Phosphor, am Aufbau der eiweissartigen Verbindungen sich betheiligen sehen. Wie und wo die Zersetzung vor sich geht, wissen wir nicht. Nun ist es aber eine auffallende Thatsache, dass dasjenige Gewebe, dem die Säuren zuströmen[1]) alkalisch[2]), dasjenige aber, dem das Kalium zugeht, sauer reagirt. Offenbar muss die Aufnahme der fraglichen Bestandtheile in beiden Fällen durch diesen Umstand begünstigt werden, denn jedes eintretende Atom wird sofort an Säure resp. Basis gebunden, was auf die Aufnahme weiterer Theilchen nach bekannten Diffusionsgesetzen nur günstig wirken kann.[3])

---

1) Sachs: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, S. 392.

2) Sachs: Ueber saure und alkalische Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen. Bot. Ztg. 1862, S. 257.

3) In derselben unbekannten Weise zerlegen manche Pflanzen die Kaliumsalze der Kieselsäure, welche sie aus dem Boden aufnehmen; das Kalium wird mit den Pflanzensäuren der wachsenden Zellen verbunden, und die Kieselsäure unthätig in den älteren Organen abgelagert. Es wäre interessant, zu erfahren, ob die sogenannten Kieselpflanzen gerade durch das Vermögen, einen Theil des für den Turgor nothwendigen Kaliums den Silicaten des Bodens zu entnehmen, vor anderen ausgezeichnet sind, und ob die abgelagerte Kieselsäure nur als Schlacke dieses Processes zu betrachten ist. Ebenso dürften die Kalkpflanzen die Vortheile, welche sie vor anderen auf dem ihnen zusagenden Boden in so auffallender Weise besitzen, vielleicht zum Theil einem stark entwickelten Vermögen, die zur Eiweissbildung erforderlichen anorganischen Säuren aus deren Kalksalzen zu befreien, verdanken. Diese Fragen, welche ich hier nur andeuten kann, scheinen mir bei experimenteller Behandlung wichtige Resultate zu versprechen. Eine solche Behandlung hätte zunächst zu entscheiden, ob, wie es den Anschein hat, das Vermögen um Silicate resp. Kalksalze zu zerlegen, bei verschiedenen Pflanzenspecies in auffallend verschiedener Weise ausgebildet ist.

Diese Betrachtungen weisen also den Pflanzensäuren eine wichtige Rolle bei der Aufnahme des Kaliums in jugendliche, wachsende Pflanzentheile zu. Hieraus ergiebt sich aber ferner ein Theil ihrer Bedeutung für den Turgor, denn sie sind es, mittelst deren die Pflanze die grosse Affinität zu Wasser, die das Kalium seinen Verbindungen mittheilt, für ihre eigenen Bedürfnisse verwerthen kann.

Die Pflanzensäuren der jugendlichen Zellen müssen aber auch auf den durch die Wurzeln aufgenommenen Kalk eine Anziehung üben, zumal wenn dieser, an Phosphorsäure und Schwefelsäure gebunden, in die Pflanze drang, und diese Säuren zur Eiweissbildung verwendet werden[1]. Die Aufnahme von Kalk, seitens der jugendlichen Zellen, würde nun für den Turgor nichts nützen, dagegen würde sie durch Neutralisation der Säuren, die Aufnahme von Kalium bedeutend erschweren. In dieser Beziehung muss das Calcium als ein schädliches Element betrachtet werden, und dieses gilt um so mehr, als der Boden stets relativ viel reicher an Kalk, wie an Kali ist, und die Pflanzen erstere Base nur zu leicht in Uebermaass aufnehmen können.

Nur wenige Pflanzen besitzen, wie die Gräser, das Vermögen, die Aufnahme von Kalk durch ihre Wurzeln wesentlich zu beschränken. Und wären in den übrigen Pflanzen keine Vorrichtungen vorhanden, um dem Uebergange des einmal aufgenommenen Kalkes in die jüngsten Organe entgegen zu arbeiten, so würden wahrscheinlich doch die Säuren vorwiegend durch diese Base und nur zum kleinen Theile durch Kali neutralisirt werden. Wir dürfen derartige Einrichtungen also ganz allgemein im Pflanzenreich erwarten.

Solche Einrichtungen finden sich nun unter sehr verschiedenen Formen, welche sich aber in zwei Gruppen unterordnen lassen. Einmal wird der Kalk in löslicher Form, das andere Mal im festen Zustande abgelagert.[2]

In löslicher Form häuft er sich, an Pflanzensäuren gebunden, wohl ganz allgemein im Zellsaft der ausgewachsenen, zumal der älternden Organe ab. Wie wir bereits gesehen haben, ersetzt er hier allmählig das Kali, welches hier fortwährend fortgeschafft wird, um

1) Holzner: Flora 1864, S. 273.

2) Ueber die Bedeutung der Kalkablagerungen in der Pflanze. Landw. Jahrbücher Bd. X. 1881, S. 53.

den neuen wachsenden Theilen zuzuströmen. Wie es kommt, dass dieselben Säuren, welche während der Jugend Kali aufnahmen, im Alter das Kali gegen die schwächere Base Kalk austauschen, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

In unlöslicher Form wird der Kalk theilweise in den Zellhäuten und Cystolithen, theilweise als oxalsaurer Kalk abgelagert. Das ganze Auftreten des oxalsauren Kalkes, seine Verbreitung in den Geweben, seine Anhäufung in besonderen Zellen und an solchen Orten, wo er dem Stoffwechsel möglichst entzogen ist, endlich die Thatsache, dass er, einmal ausgeschieden, fast nie wieder aufgelöst wird — dieses Alles beweist zur Genüge, dass es sich um die Entfernung eines überflüssig aufgenommenen Stoffes handelt, dessen Anhäufung in bestimmten Zellen leicht schädlich werden könnte. Und welcher Art dieser Schaden ist, geht nun aus unseren obigen Erörterungen klar hervor: es handelt sich wohl darum, die jugendlichen, turgescirenden und rasch wachsenden Organe gegen die Neutralisation ihrer Säuren durch Kalk möglichst zu schützen, und ihnen dadurch die Aufnahme von Kalium, und damit die Erhöhung ihrer Turgorkraft durch dieses Metall, zu ermöglichen.

Alles, was bis jetzt über die Vertheilung und die Wanderung des Kaliums und des Calciums in der Pflanze, und über die Ablagerung des letzteren Metalles in fester Form bekannt war, lässt sich also in ganz einfacher Weise aus den partiellen isotonischen Coëfficienten dieser beiden Elemente in ihren Salzen, und ihre dadurch bedingte, so sehr verschiedene Bedeutung für den Turgor erklären. Das Kalium erhöht die Turgorkraft der Säuren bei der Neutralisation, das Calcium vermag dies nicht. Dass hiermit die Frage nach den physiologischen Functionen dieser beiden Elemente keineswegs erschöpfend beantwortet ist, davon bin ich mir völlig bewusst; jedoch hoffe ich zu ihrer Beantwortung einen neuen Gesichtspunkt eröffnet zu haben.

Amsterdam. Nov. 1883.



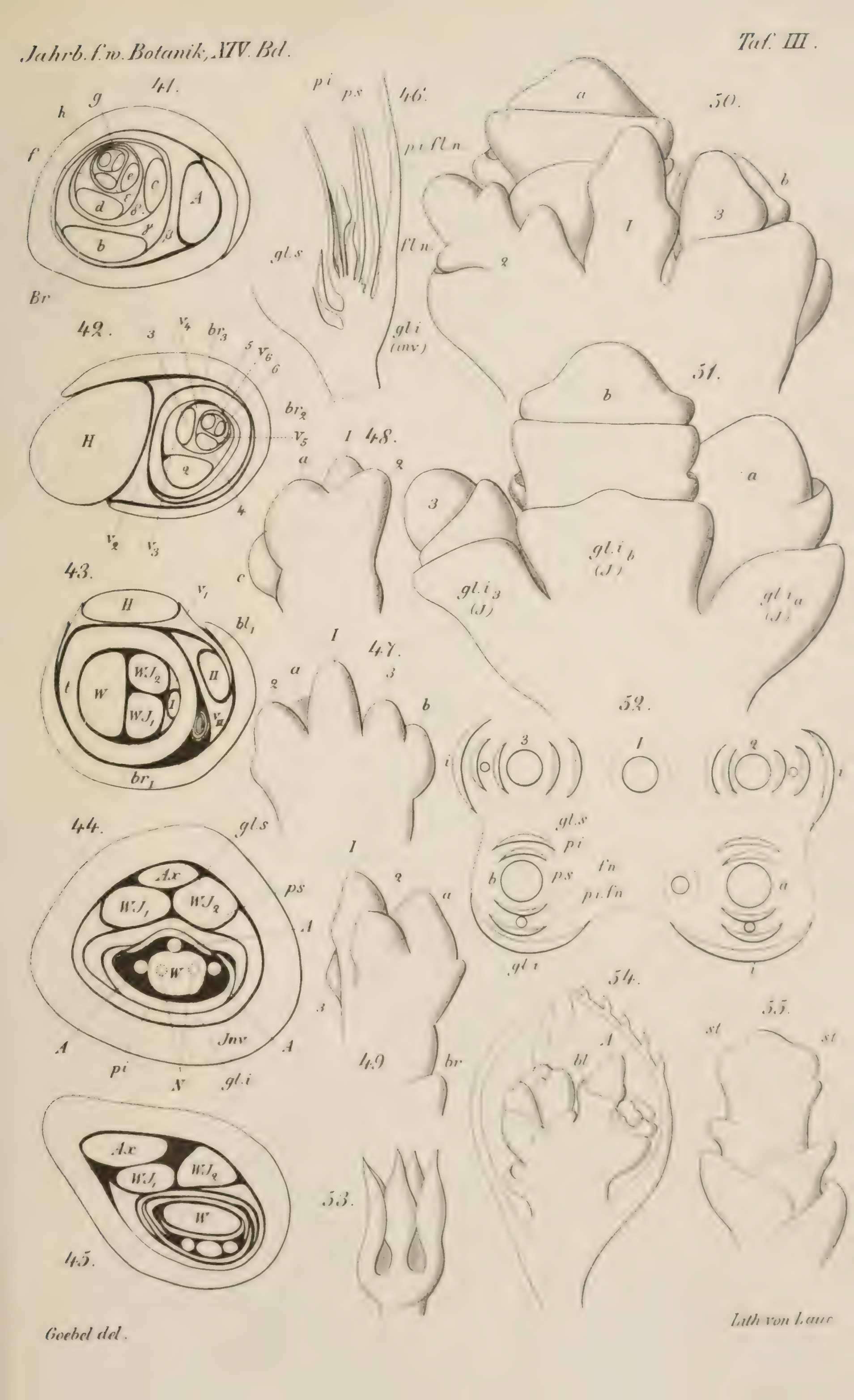


Goebel del.
Lith. von Laue



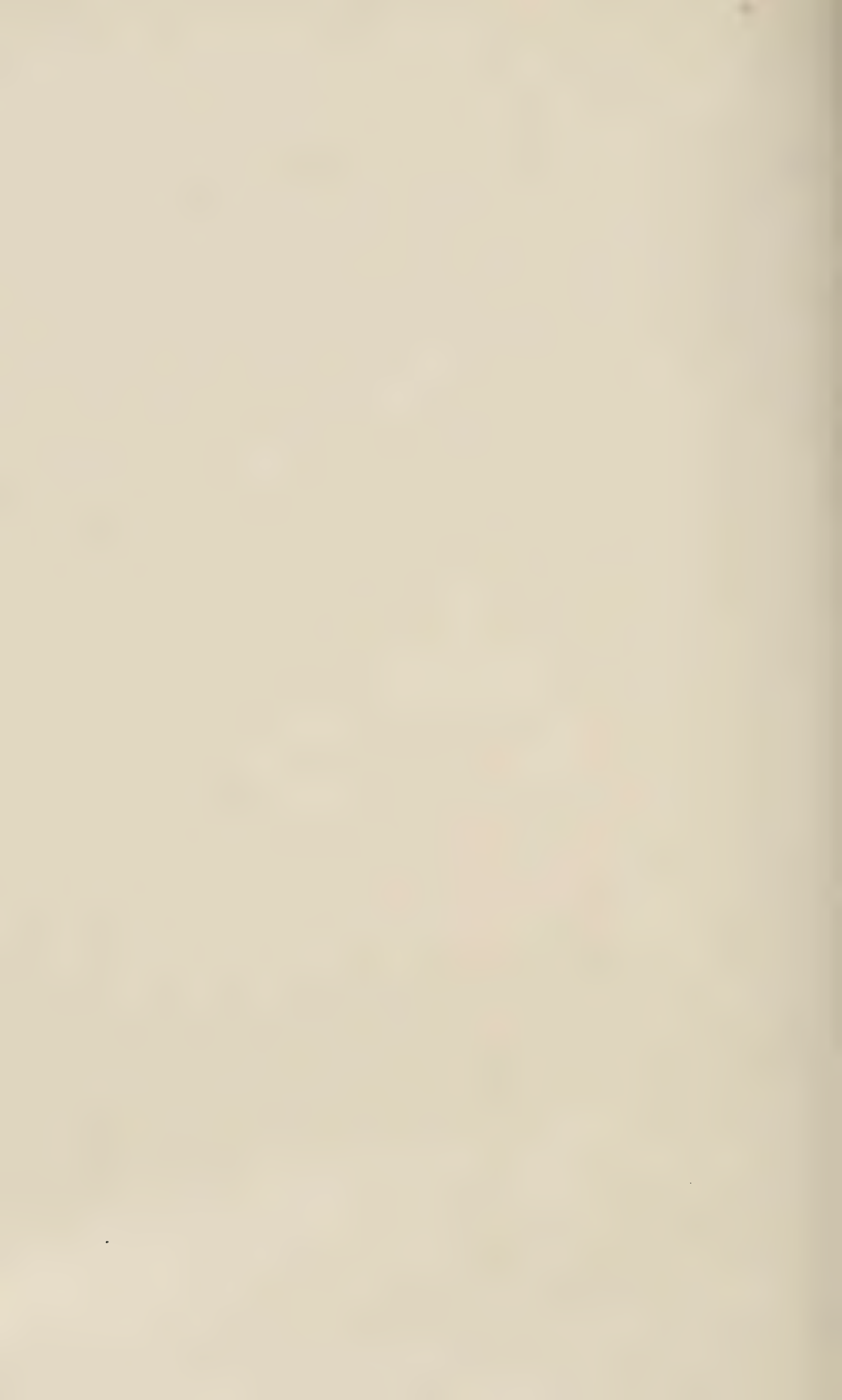


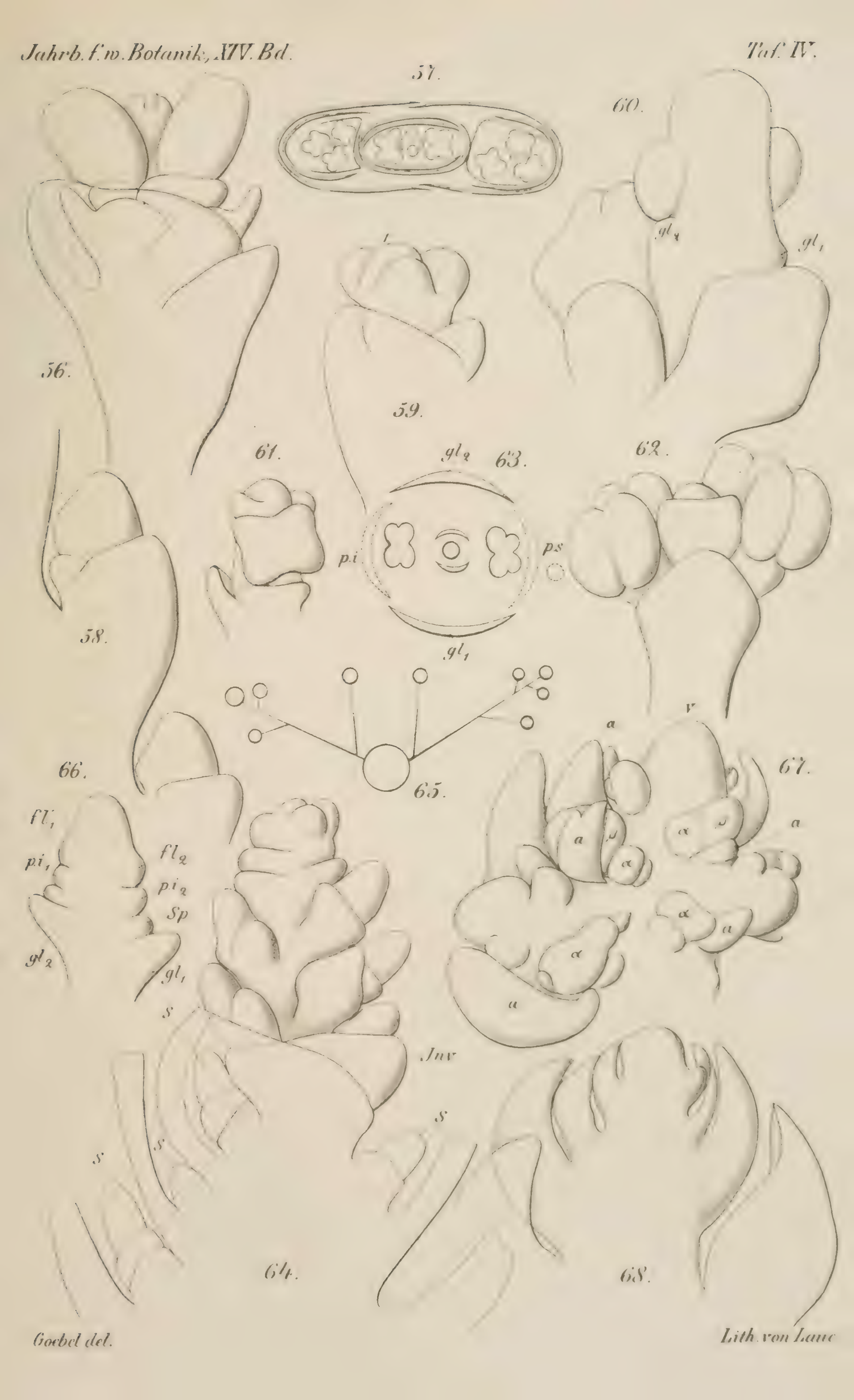




Goebel del.

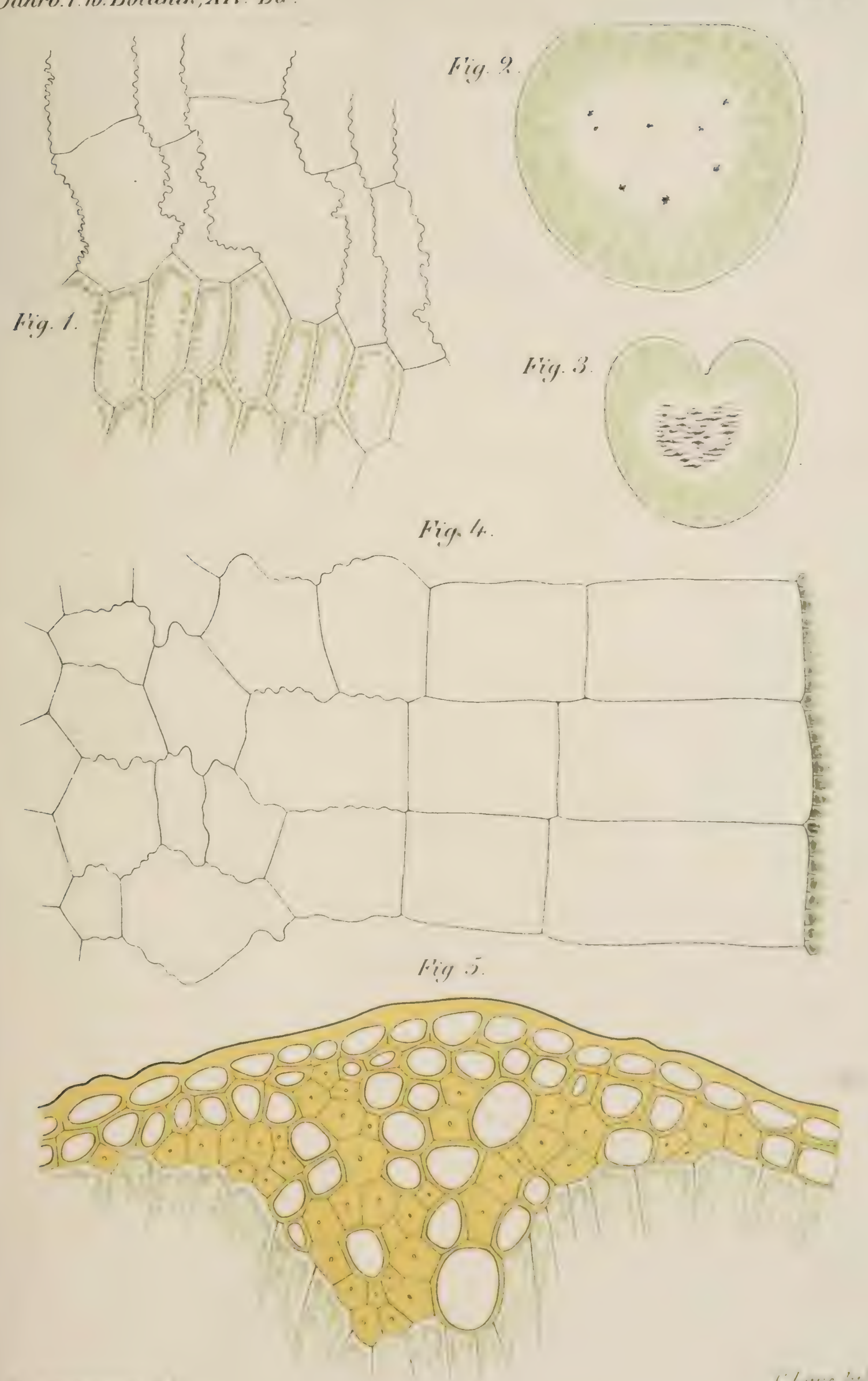
Lith. von Laue



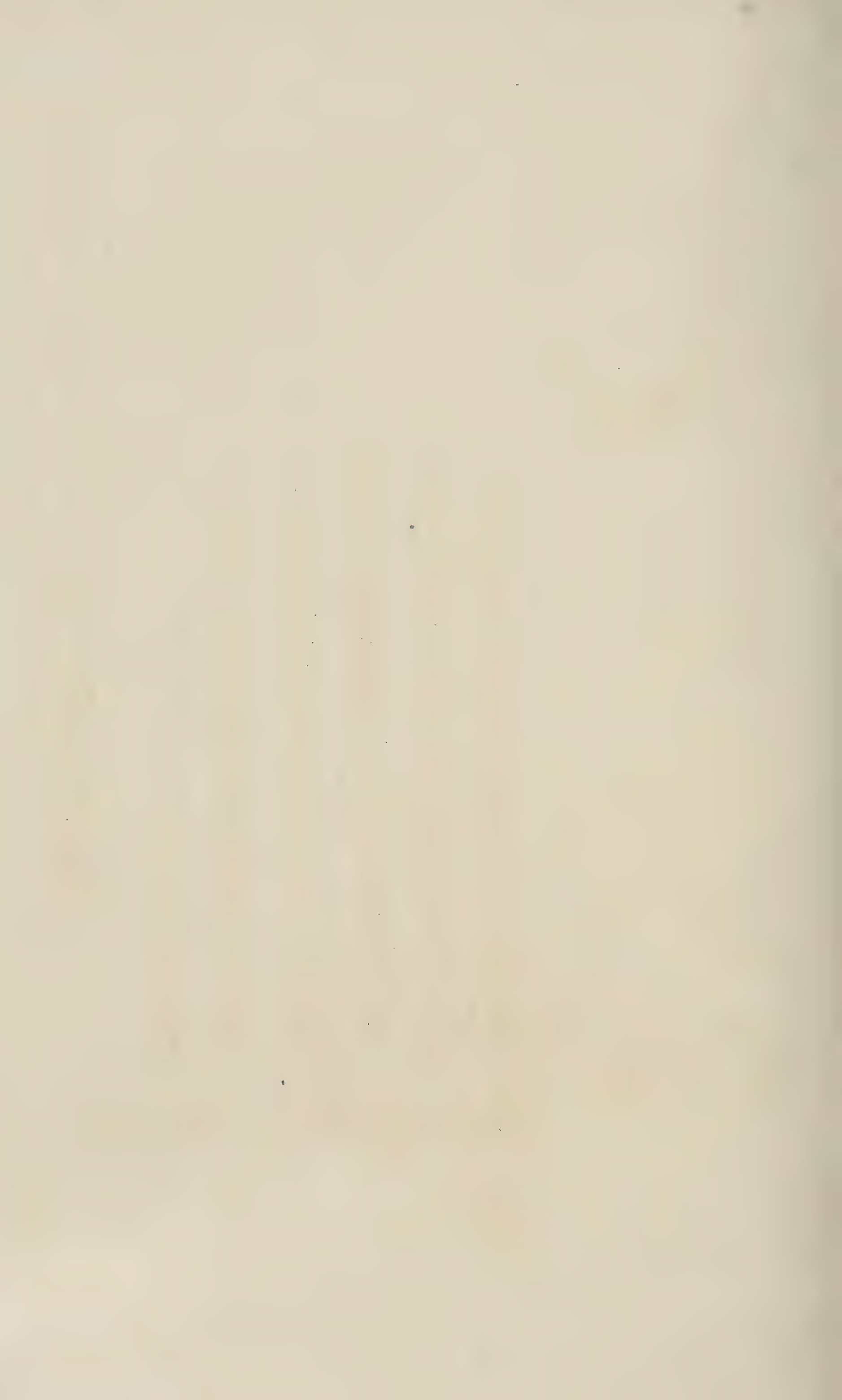


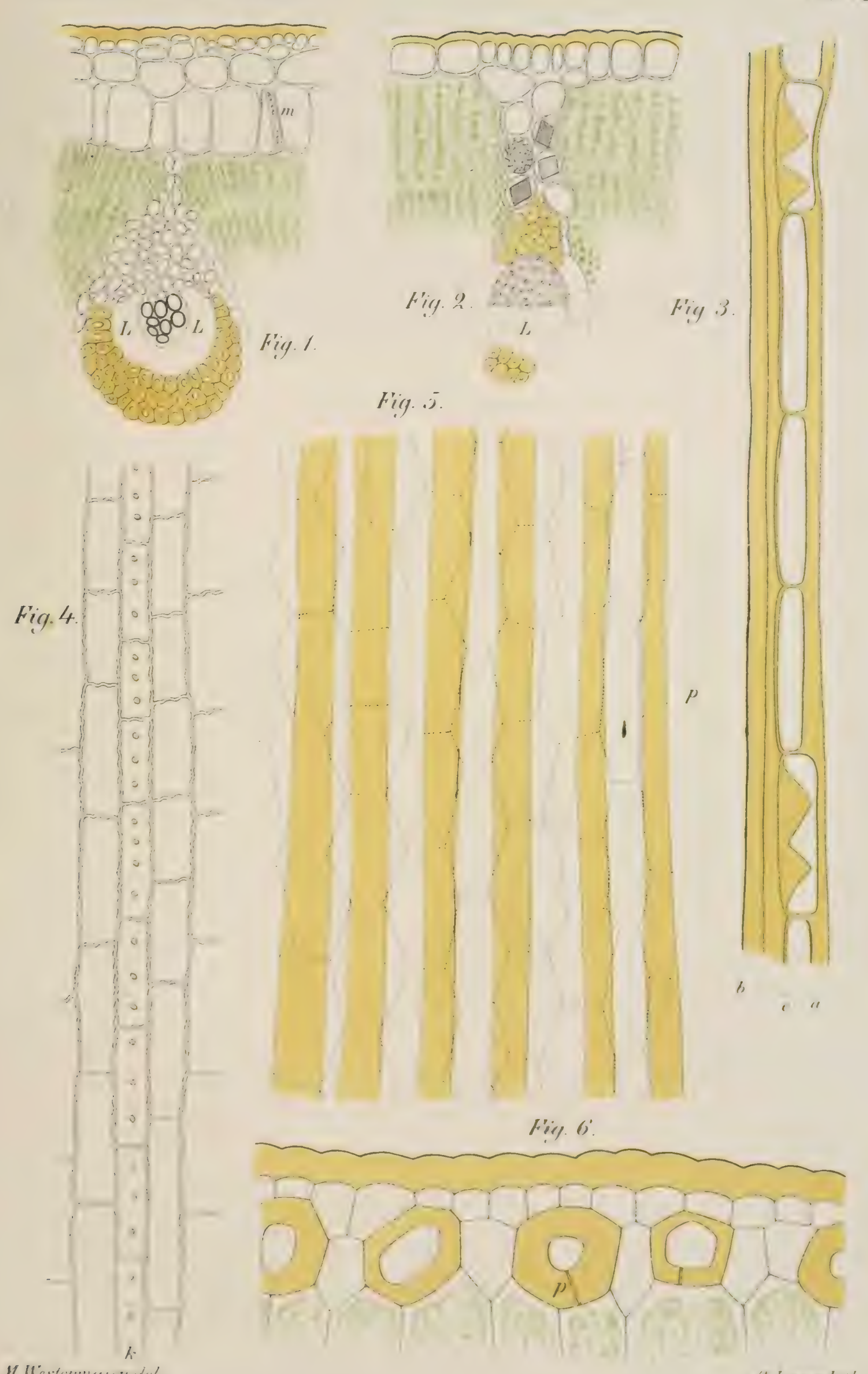
Goebel del. Lith. von Laue





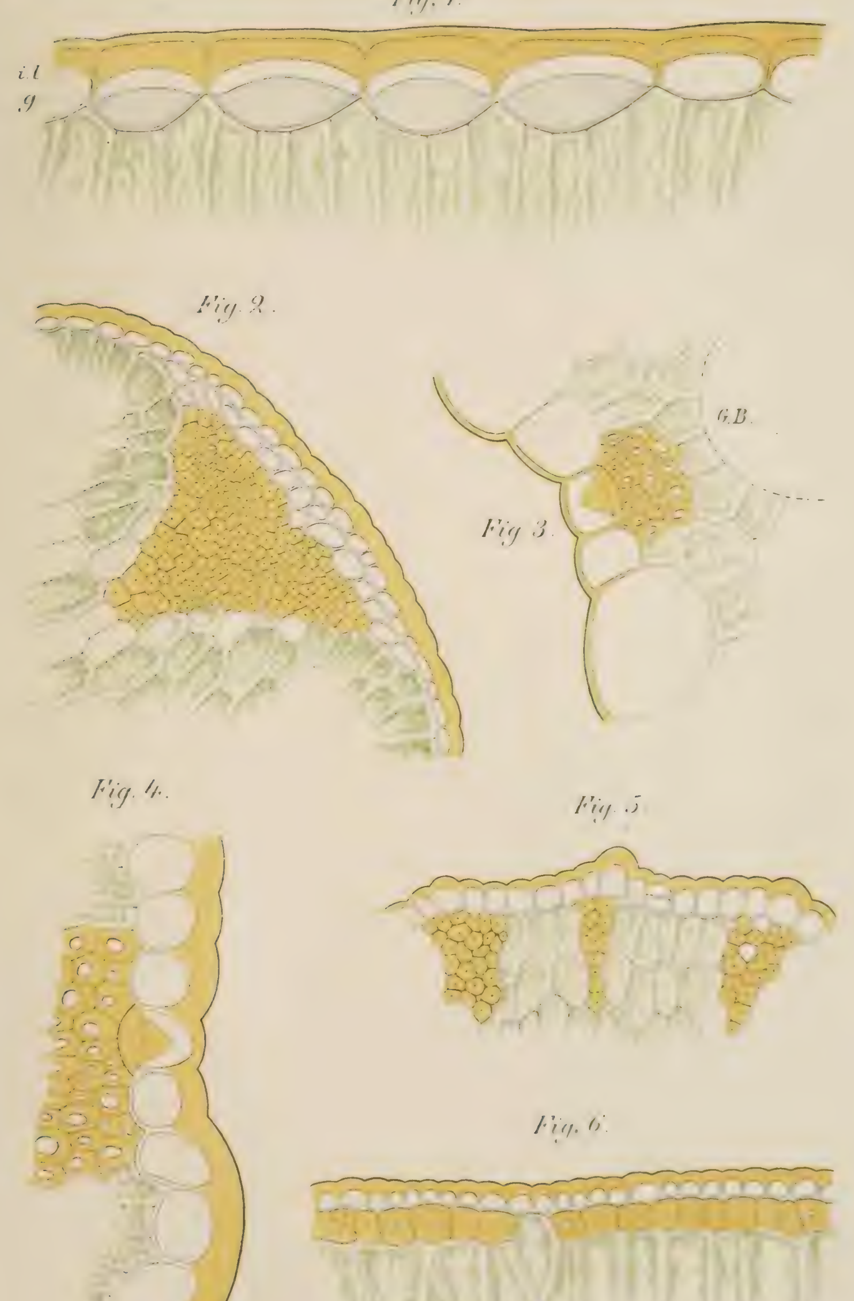
M. Westermaier del. C. Laue lith.



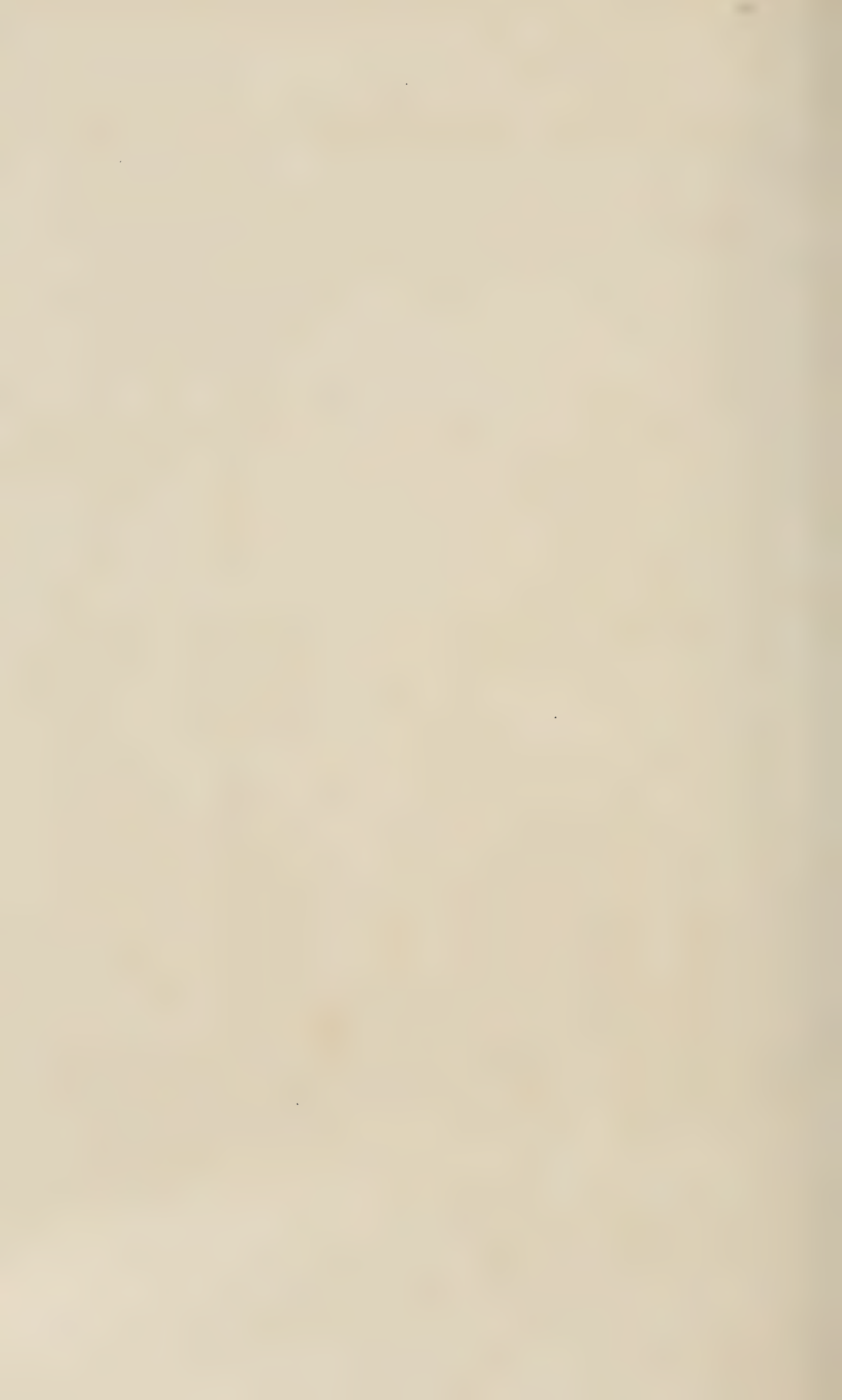


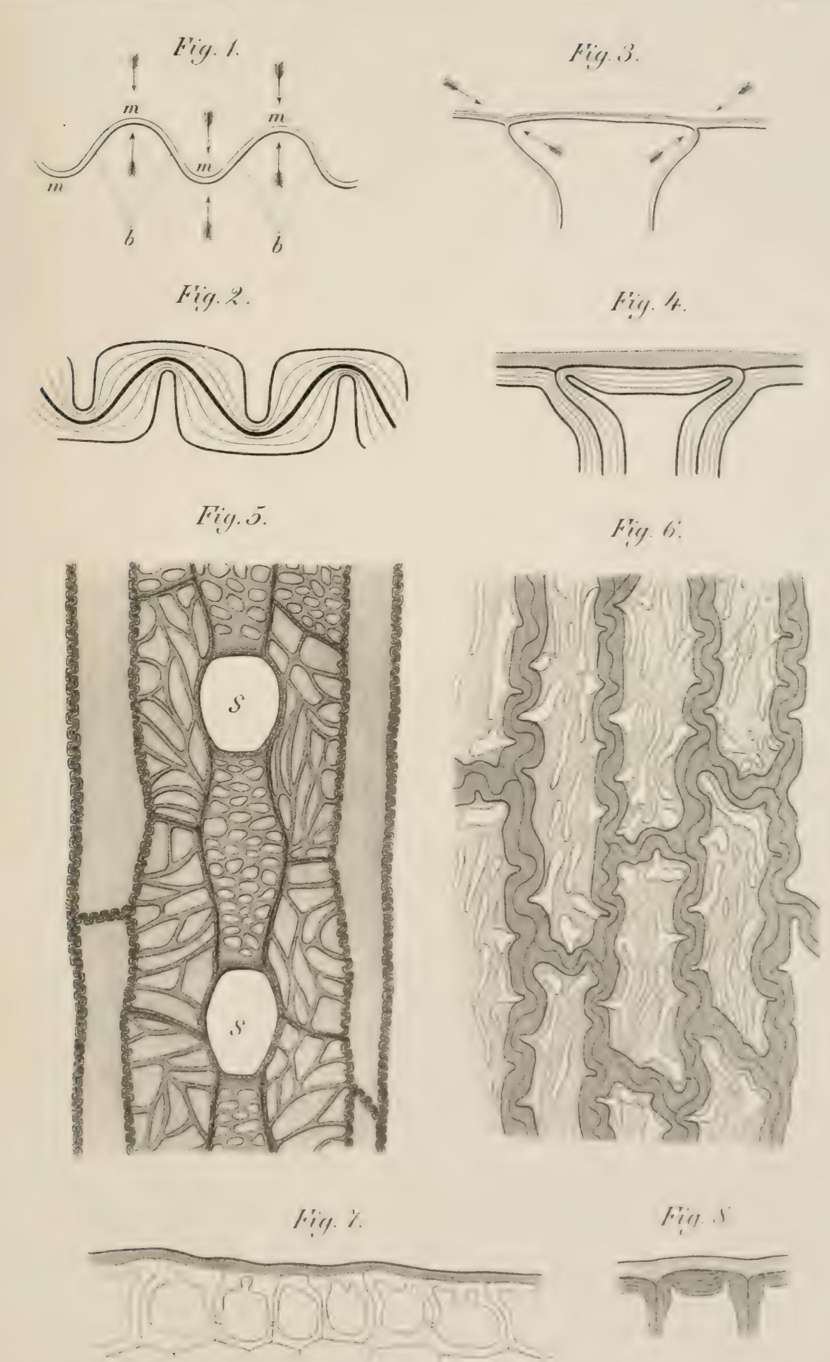
M. Westermaier del. C. Laue lith.



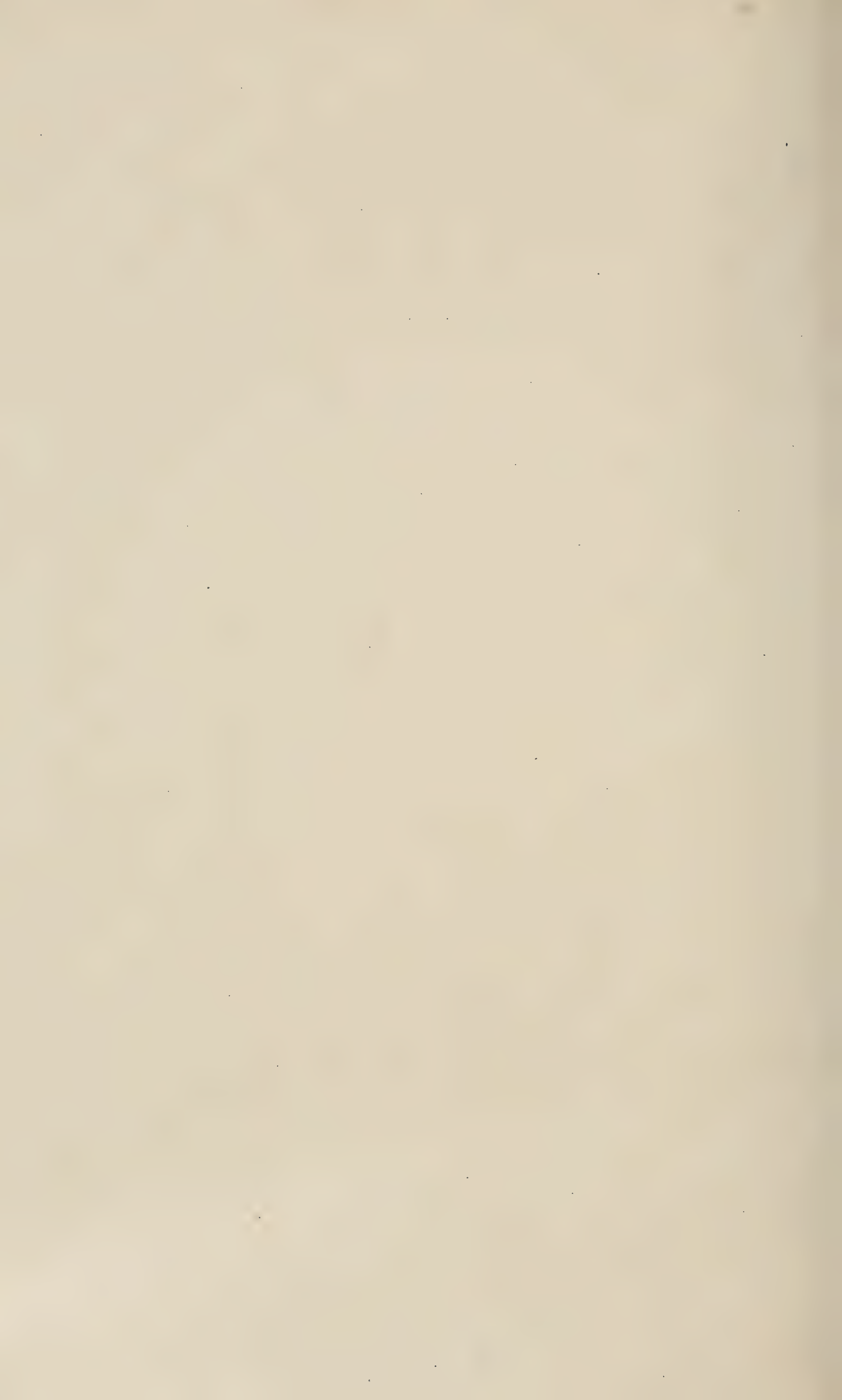


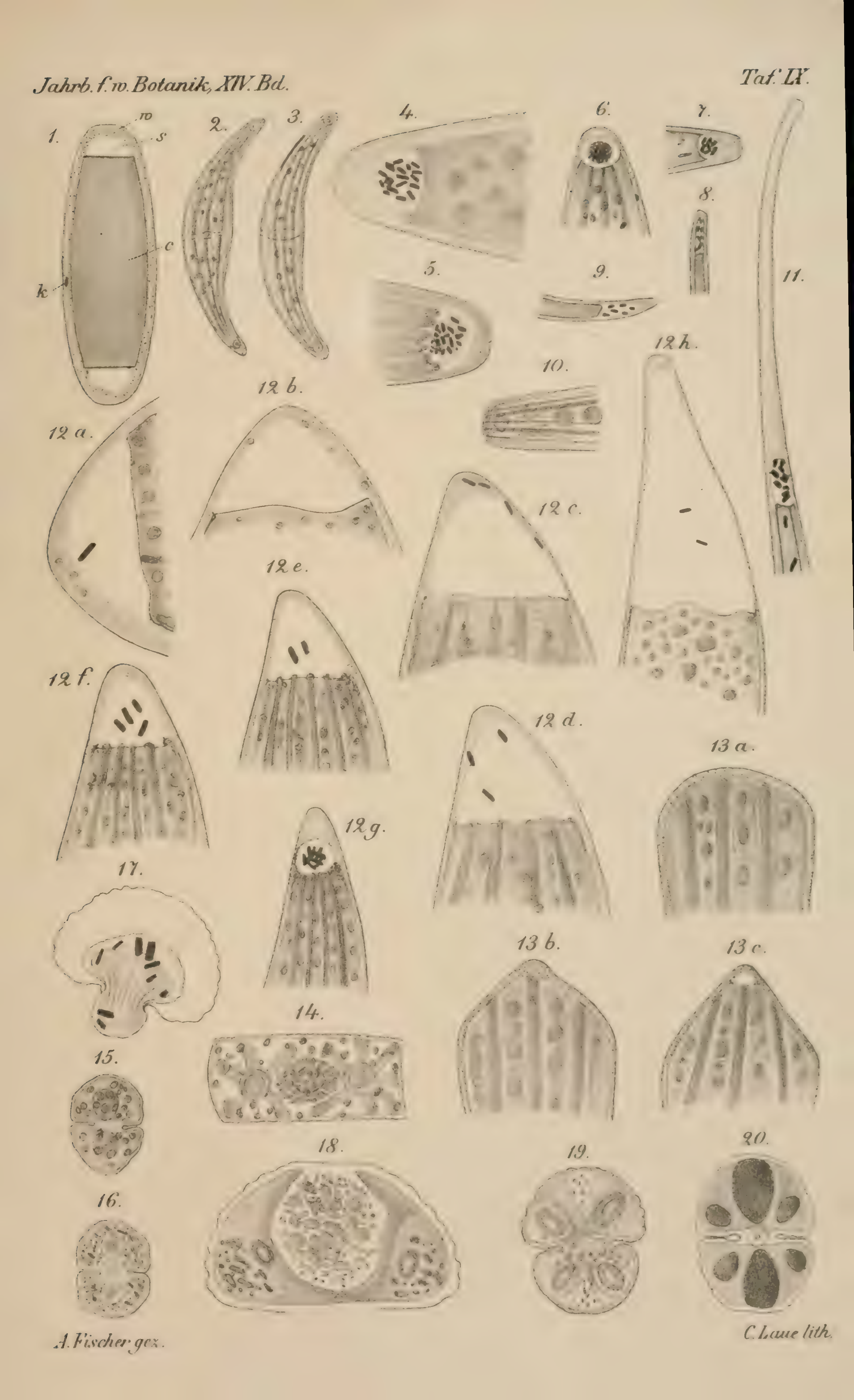
M. Westermaier del.



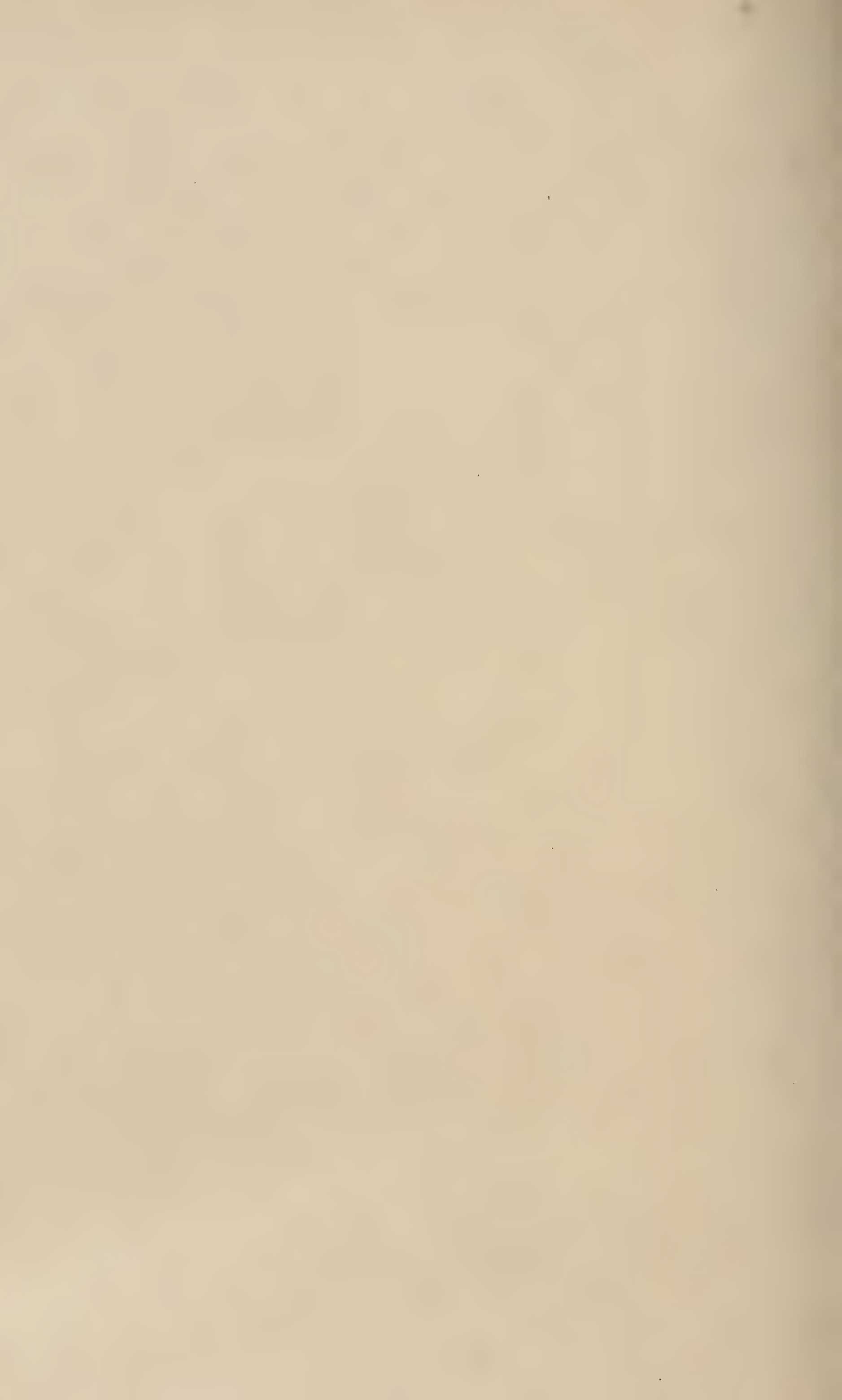


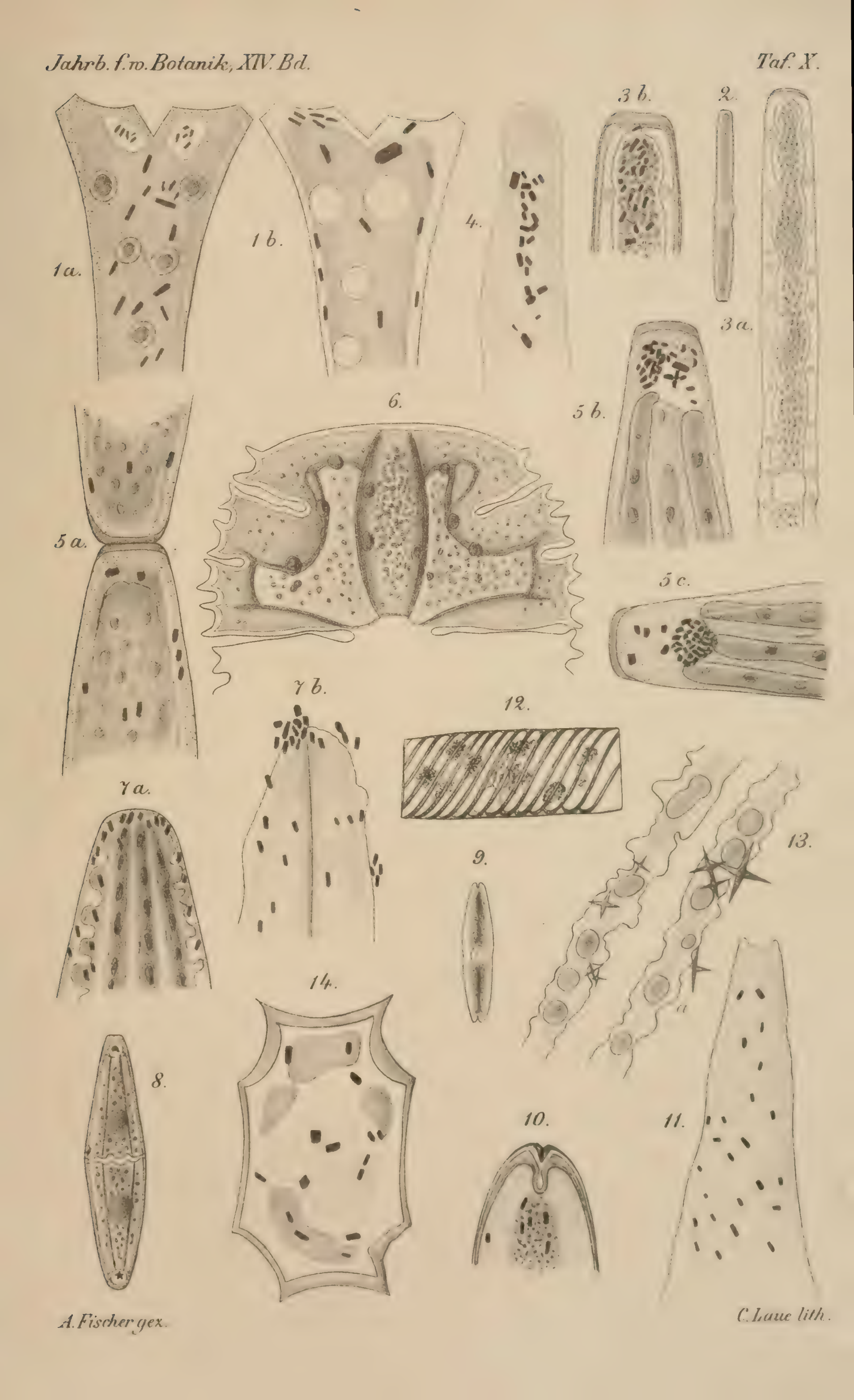
H. Ambronn gez. C. Laue lith.



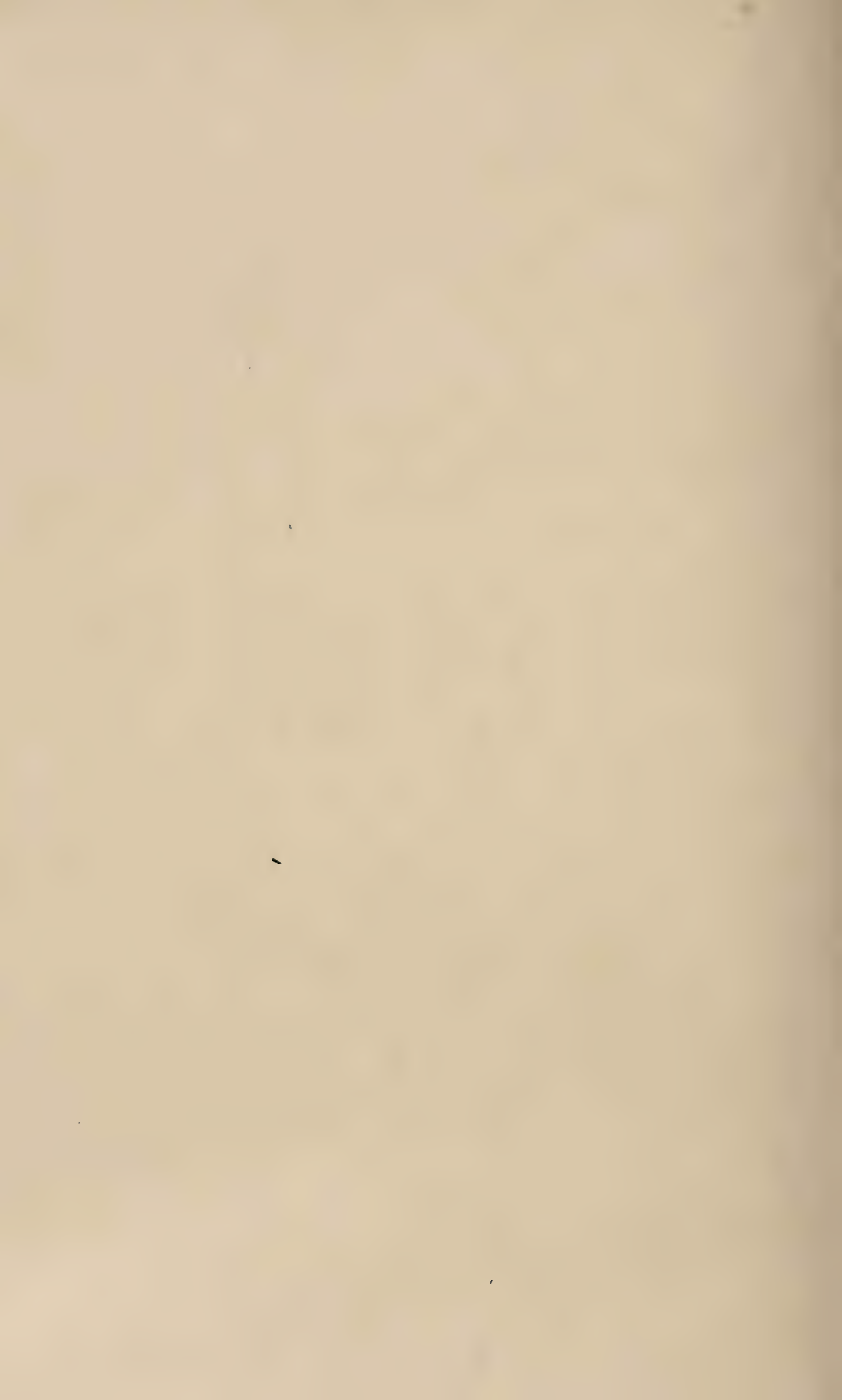


A. Fischer gez. C. Laue lith.



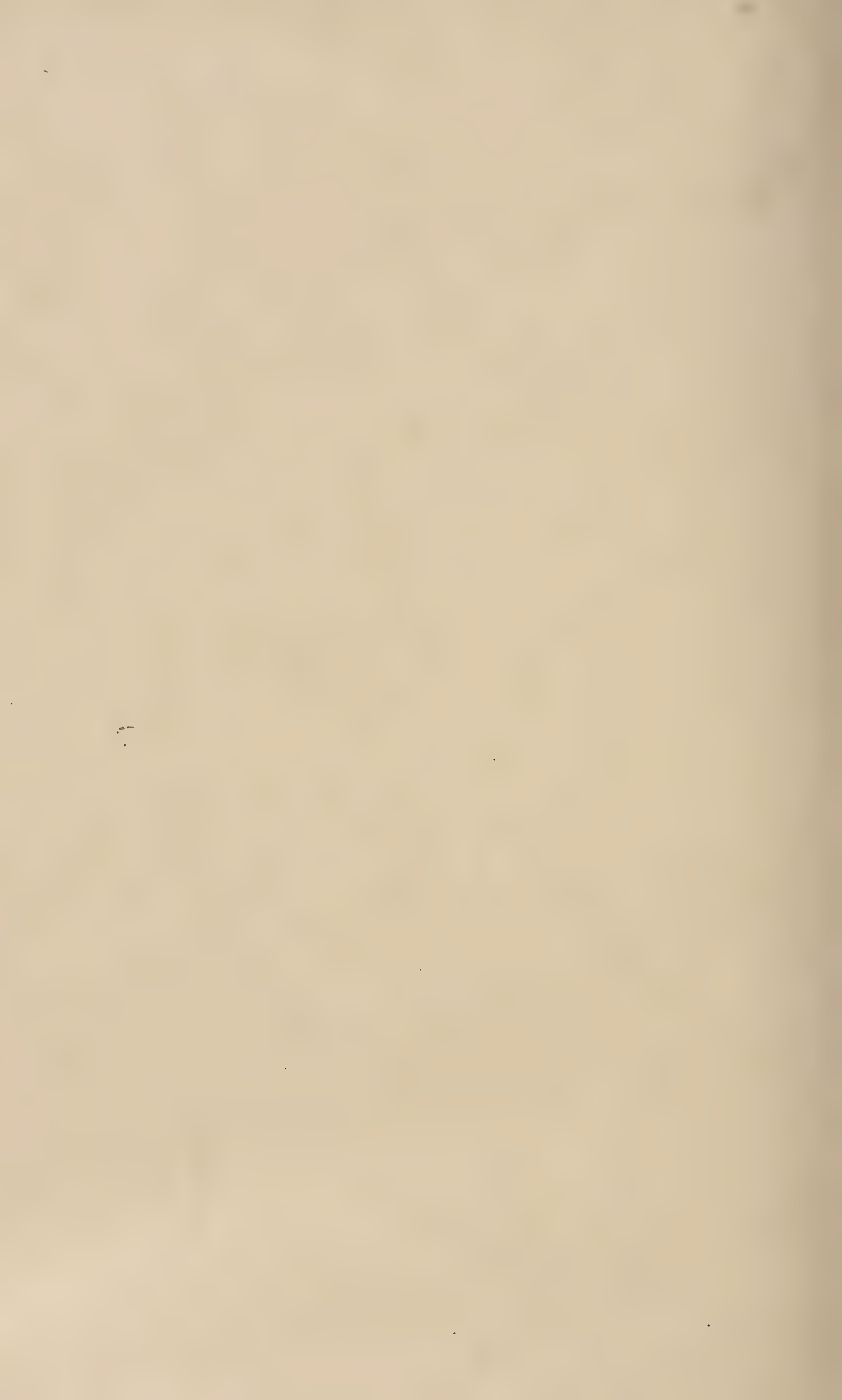


A. Fischer gez. C. Laue lith.



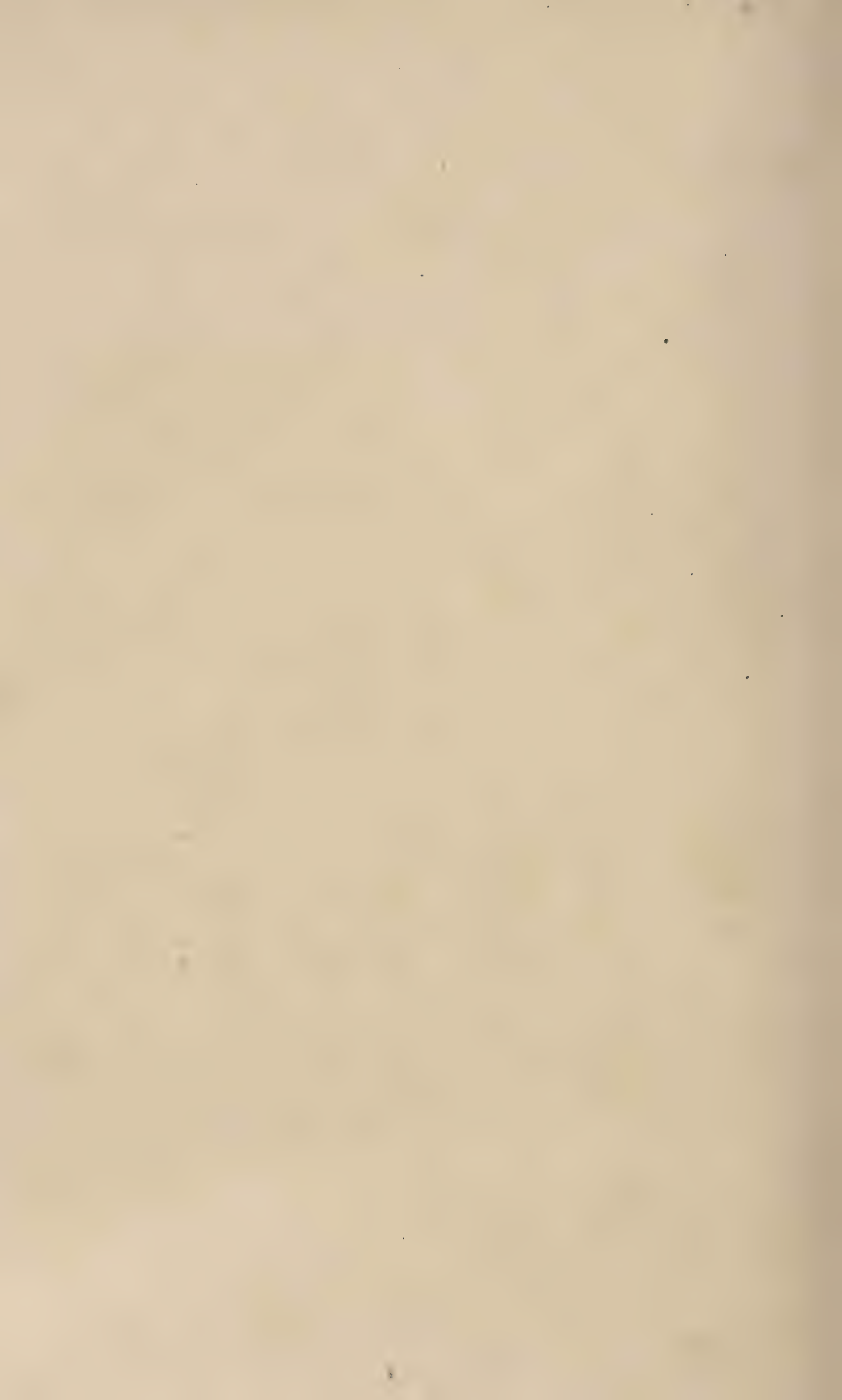


P. Fritsch gez. C. Laue lith.



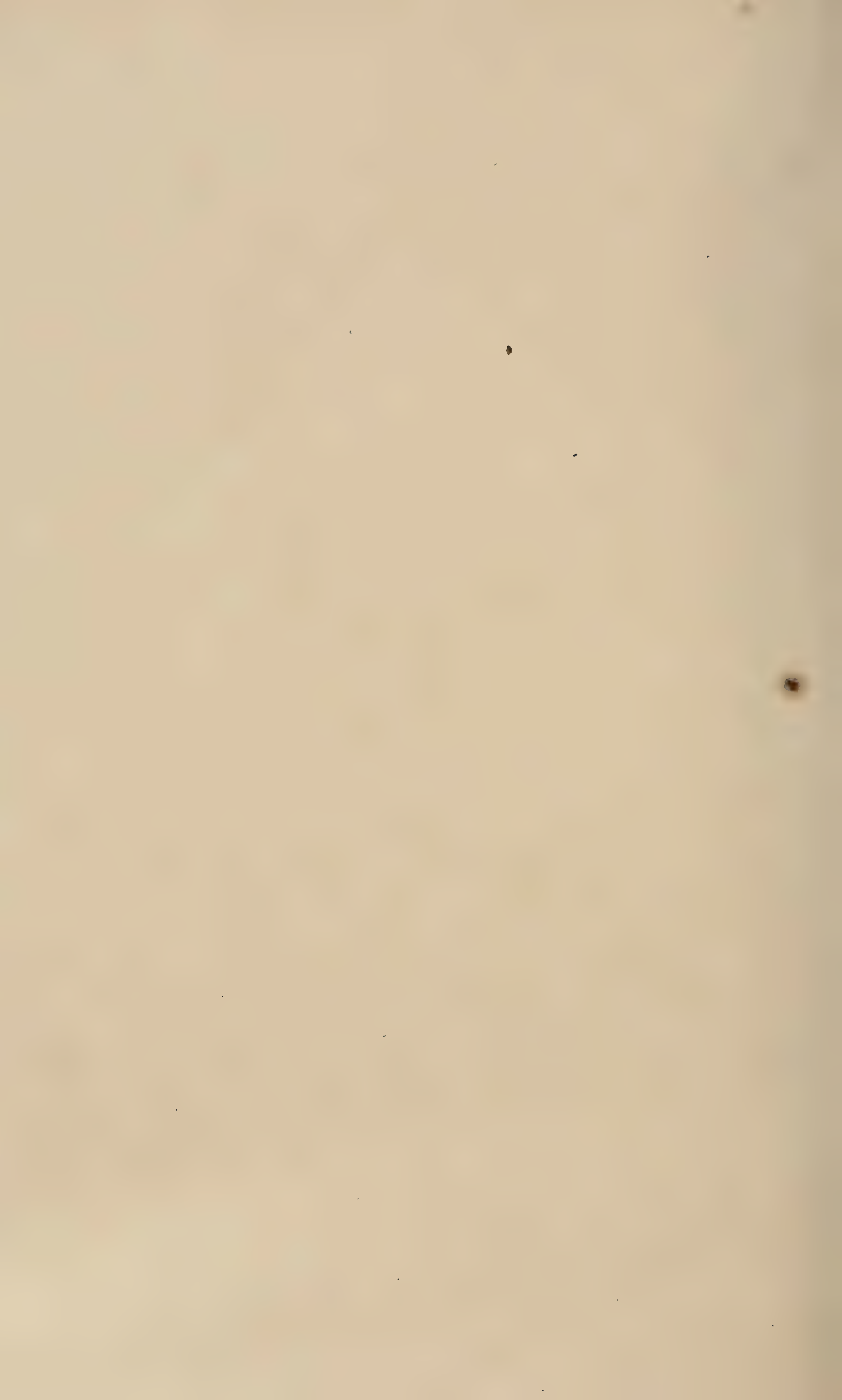


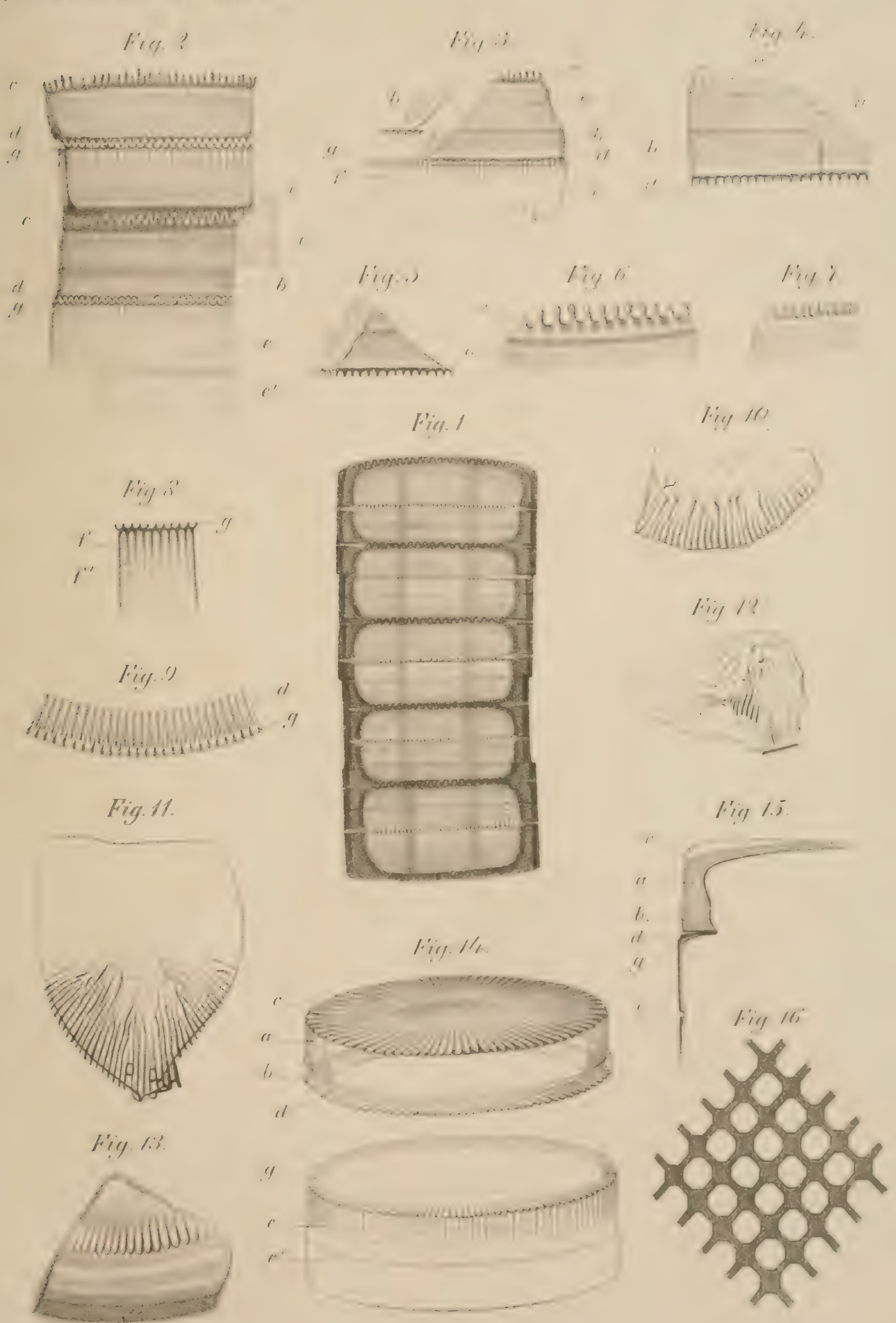
P. Fritsch gez. C. Laue lith.



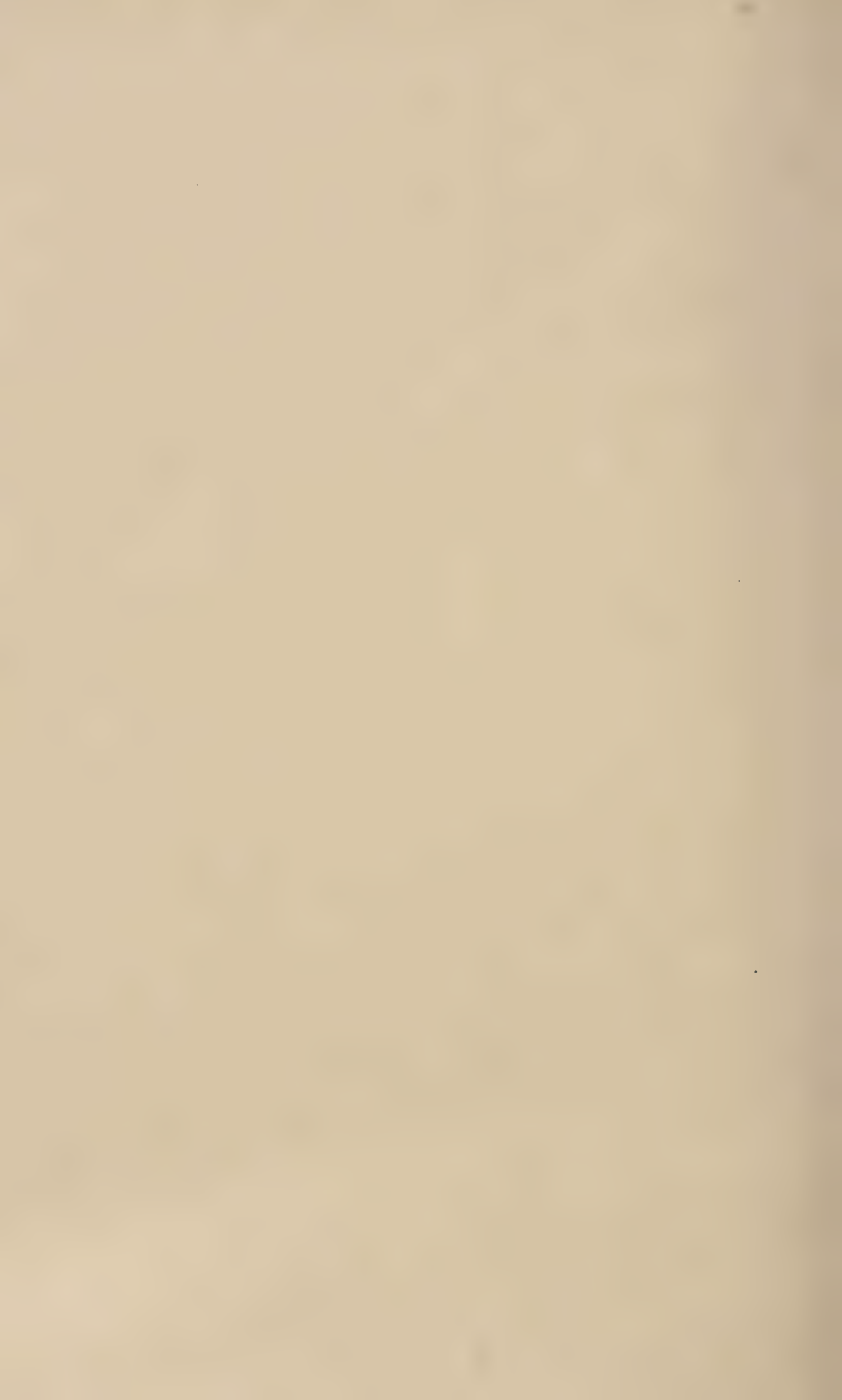


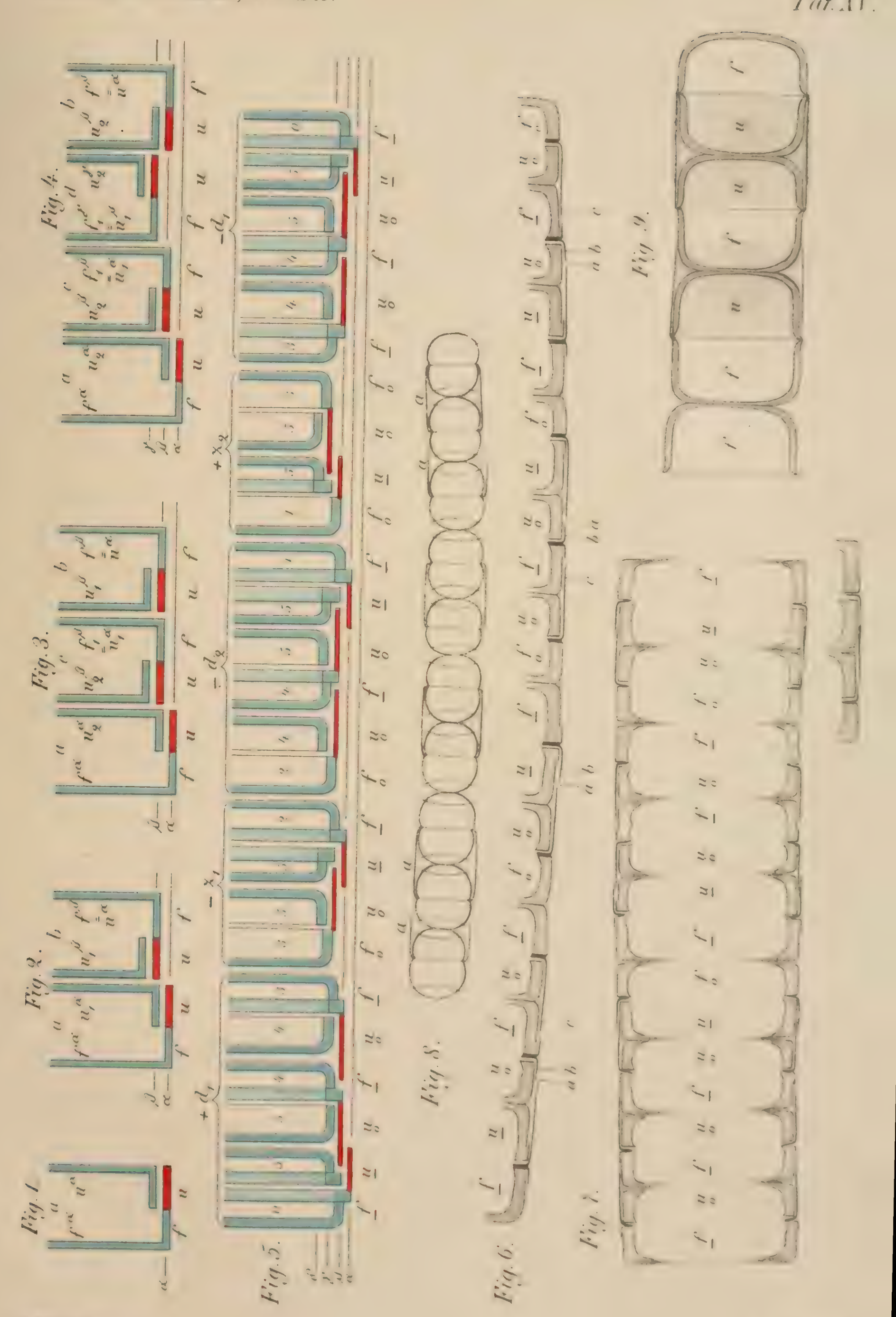
P. Fritsch gez. C. Laue lith.



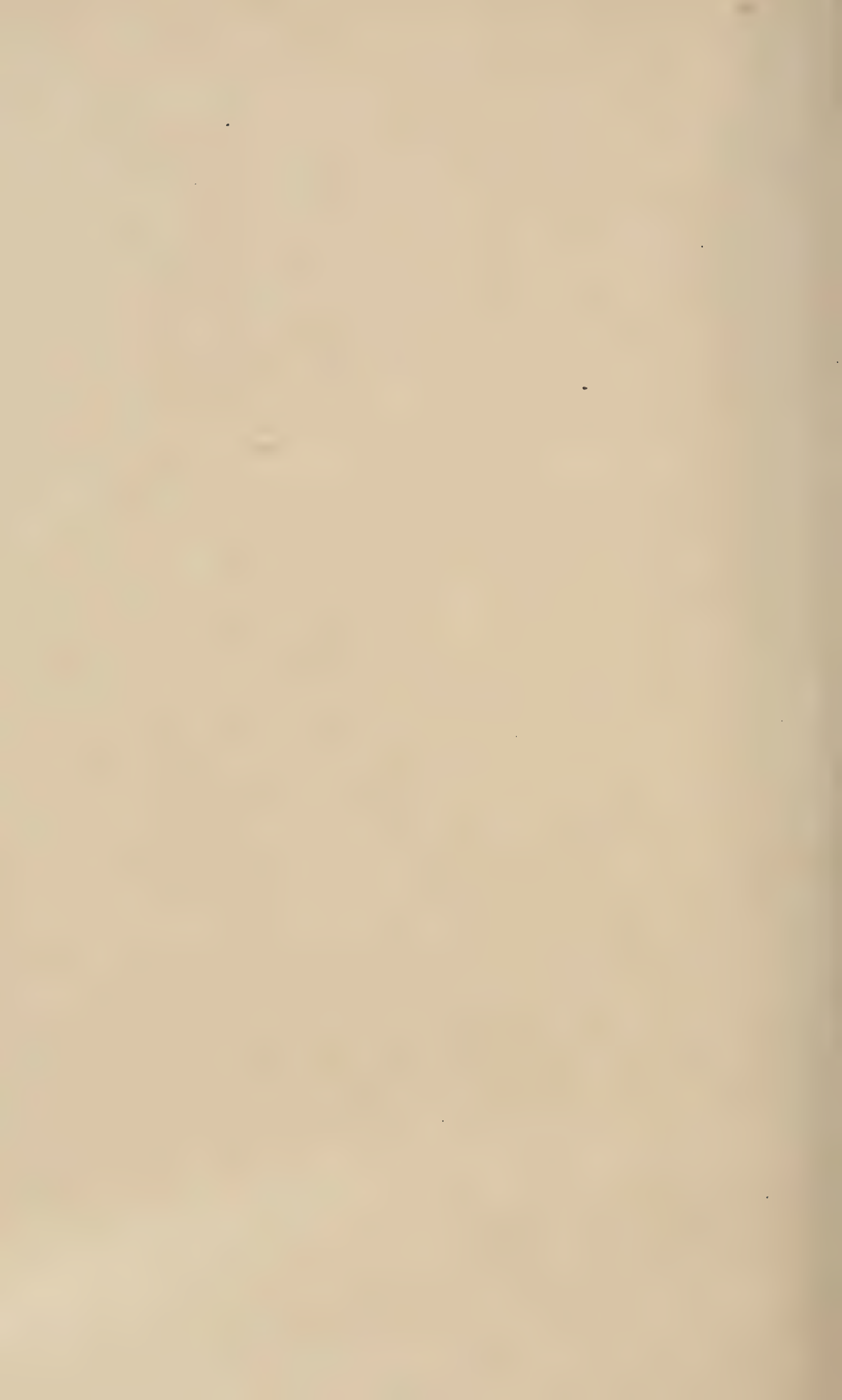


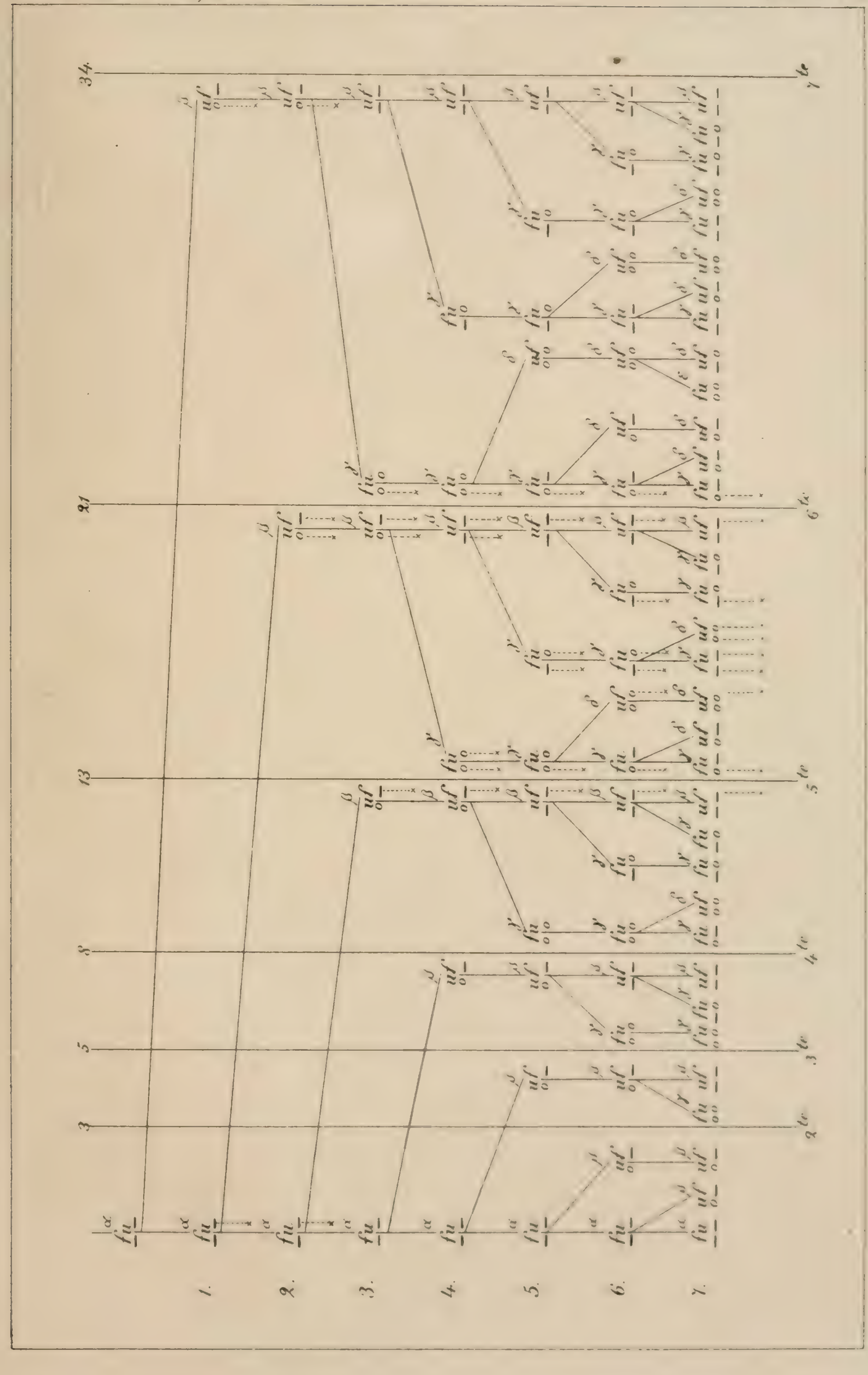
O. Müller gez. C. Laue lith.





O. Müller gez. C. Laue lith.







	Grössere Tochterzellen.	Kleinere Tochterzellen.	Kleinere Tochterzellen.	Grössere Tochterzellen.
	$\underset{-}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{-}{f}$	$\underset{\circ}{f}\underset{\circ}{u}$ bezw. $\underset{\circ}{u}\underset{\circ}{f}$	$\underset{-}{f}\underset{\circ}{u}$ bezw. $\underset{\circ}{u}\underset{-}{f}$	$\underset{\circ}{f}\underset{-}{u}$ bezw. $\underset{-}{u}\underset{\circ}{f}$
$n-1$ te Z	$2a-b$	$b-a$		$2b-3a$
(Z)	$(b-a)+1$		a	$(2a-b)-1$
d		$2a-b$	$b-a$	
	$a+1$	a	b	$(b-a)-1$
n te Z	$b-a$	$(2a-b)+(b-a)$ a		$2a-b$
(Z)	$2a-b$ $(b-a)+1$ $a+1$		$(2a-b)+(2b-3a)$ $(b-a)+1+(2a-b)-1$ b	$2b-3a$ $(2a-b)-1$ $(b-a)-1$
d		$b-a$	a	
	$b+1$	b	$a+b$	$a-1$
$n+1$ te Z	a	$(b-a)+a$ b		$b-a$
(Z)	$b-a$ $a+1$ $b+1$		$(b-a)+(2a-b)$ $(a+1)+(b-a)-1$ $a+b$	$2a-b$ $(b-a)-1$ $a-1$
d		a	b	
	$(a+b)+1$	$a+b$	$a+2b$	$b-1$



